

JAHRBUCH FÜR
MORPHOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE
ERSTE ABTEILUNG

GEGENBAURS MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH

begründet von G. Gegenbaur, weitergeführt von
G. Ruge, E. Göppert, A. Benninghoff, H. Stieve

★

Unter Mitwirkung der Professoren

Dr. DABELOW in Mainz, Dr. STARCK in Frankfurt/Main

Dr. K. GOERTTLER in Freiburg i. Br., Dr. K. NIESSING in Marburg/Lahn

★

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. H. BECHER
MÜNSTER/WESTF.

UND

PROF. DR. G. HERTWIG
HALLE (S.)

★

94. BAND

MIT 160 ABBILDUNGEN UND 5 FIGUREN IM TEXT

(Festschrift zum 70. Geburtstag von Prof. Dr. Otto Veit)



LEIPZIG 1955
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT
GEEST & PORTIG K.-G.



Digitized by the Internet Archive
in 2024

*Die Arbeiten dieses Bandes
sind Herrn Prof. Dr. Otto Veit, Köln, von den Verfassern
zum 70. Geburtstag gewidmet*

Inhalt des Vierundneunzigsten Bandes

Erstes und zweites Heft

Ausgegeben im Oktober 1954

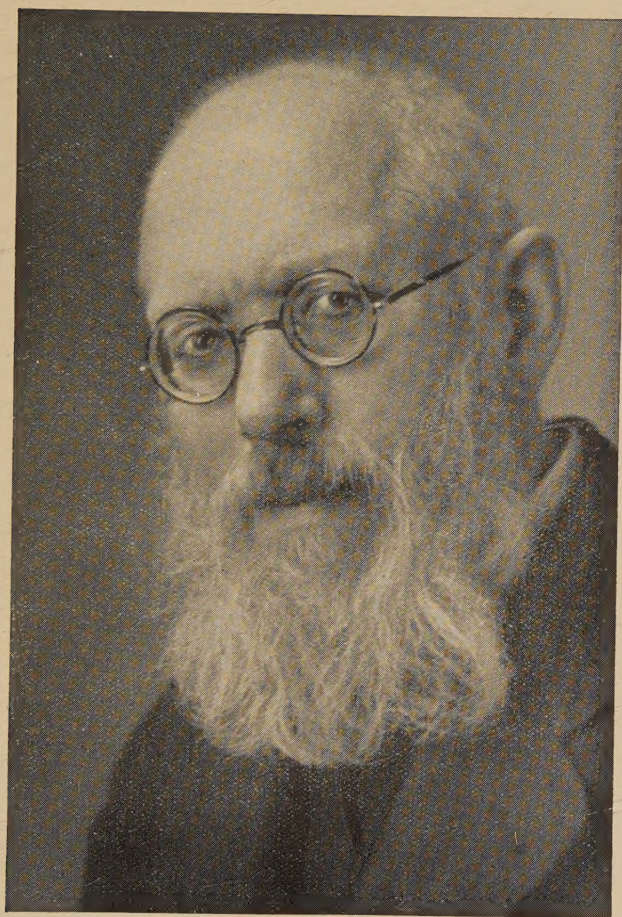
	Seite
<i>Dietrich Starck</i> und <i>Albert Barnikol</i> , Beiträge zur Morphologie der Trigemini-muskulatur der Vögel. Mit 28 Abbildungen im Text	1
<i>Karl Peter</i> , Palingenese und Cenogenese in der Embryologie. Mit 6 Abbildungen im Text	65
<i>Wilhelm Pfuhl</i> , Das Cingulum und seine funktionelle Bedeutung. Mit 9 Abbildungen im Text	111
<i>W. Kirsche</i> , Zur Morphologie und Funktion von Zellaggregaten im Ganglion stellare des Menschen. Mit 6 Abbildungen im Text	151
<i>Klaus D. Mörike</i> , Vergleichend-funktionelle Morphologie der Rumpf-Oberarmmuskulatur der Säugetiere und des Menschen. Mit 8 Abbildungen und 5 Tabellen im Text	165
<i>Lutwin Beck</i> , Konstruktionsanalytische und experimentelle Untersuchungen an der Wand des Ureters und des Nierenbeckens bei Hund, Mensch und Schwein. Mit 17 Abbildungen im Text	238

Drittes und viertes Heft

Ausgegeben im Februar 1955

<i>H. Hofer</i> , Über die Falx cerebri der Affen, nebst einigen Bemerkungen über Hirn und Schädel der Primaten. Mit 7 Abbildungen im Text	275
<i>Charlotte Lang</i> , Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kopf-skelettes von <i>Melopsittacus undulatus</i> . Mit 24 Abbildungen im Text	335
<i>Walter Thiel</i> , Die tiefe Facialismuskulatur und die Hyoidverbindung des <i>Musculus biventer</i> der Säugetiere. Mit 13 Abbildungen im Text	391

	Seite
<i>Anton Kiesselbach</i> , Die Seitenzugkomponenten des Musculus quadriceps und ihre Bedeutung für die Patella bei gestrecktem und bei gebeugtem Kniegelenk. Mit 9 Abbildungen im Text .	452
<i>H.-J. Clemens</i> , Elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Lungenalveole. Mit 12 Abbildungen und 5 Figuren im Text	471
<i>Wolfgang Hoefke</i> , Die Anheftungsweise der Muskeln an den Kehlkopfknorpeln. Mit 10 Abbildungen im Text	493
<i>Joseph Kladetzky</i> , Zur Entwicklung des Dens epistrophei. Mit 11 Abbildungen im Text	520



Ar. M. Lott.

Das Photo wurde vom Thomas-Verlag, Kempen-Niederrhein zur Verfügung gestellt

Sehr verehrter, lieber Herr Veit!

Als sich die — bei Ihrer großartigen körperlichen Rüstigkeit und geistigen Frische zunächst unglaubliche — Nachricht Ihres bevorstehenden 70. Geburtstages durch untrügliche Dokumentation bewahrheitete, war es für Schriftleitung und Verlag des „Morphologischen Jahrbuches“ eine ehrenvolle Verpflichtung und Freude, sich unter die Gratulanten einzureihen. Wie könnte dies sinngemäßer und eindrucksvoller geschehen, als durch Darbietung und Widmung der jüngsten Forschungsergebnisse Ihrer zahlreichen Schüler und Freunde? Der Aufruf der Schriftleitung zur Beteiligung an einem Geburtstagsgeschenk in Form eines Jubiläumsbandes für Sie, sehr verehrter Herr Veit, fand soviel Anklang, daß die Beiträge auf mehrere Hefte verteilt werden mußten und im ganzen den Umfang von über 1000 Seiten ausmachen. Wir würden nicht Ihre Zustimmung finden und sehen Ihre abwehrende Gebärde, wenn wir nunmehr Ihre Bedeutung und Ihre Verdienste für unser Fach herausstellen wollten. Aber an einem solchen Tage, wie Sie ihn heute begehen, muß man es sich schon gefallen lassen, daß diejenigen, denen es ein wahrhaftes Anliegen ist, den Dank zum Ausdruck bringen, den sie dem Jubilar schuldig sind und die Verehrung bekennen, die sie für ihn empfinden. So dürfen Ihnen Schriftleitung und Verlag des „Morphologischen Jahrbuches“, zu dem Sie selbst in den langen Jahren Ihrer Forschung wertvolle Beiträge geliefert haben, zur Vollendung des 70. Lebensjahres die Geburtstagsgabe mit herzlichen Wünschen für Ihre Gesundheit und die Erhaltung Ihrer Schaffenskraft darbringen.

Münster (Westf.), Halle (Saale),
Leipzig,
den 17. Oktober 1954

H. Becher, G. Hertwig
Akademische Verlagsgesellschaft
Geest & Portig K.-G.

(Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut der Universität
Frankfurt am Main)

Beiträge zur Morphologie der Trigemini- muskulatur der Vögel

(besonders der Accipitres, Cathartidae, Striges und Anseres)

Von

Dietrich Starck und Albert Barnikol

Mit 28 Textabbildungen

(Eingegangen am 21. Juni 1954)

Die Untersuchungen von Lakjer, Lubosch und Luther über die Trigemini-muskulatur der niederen Wirbeltiere haben eine Grundlage für die morphologische Bewertung dieser Muskelgruppe geschaffen, die auch für folgende Untersuchungen eine Ausgangsbasis bleiben wird. Die folgenden Studien von Barnikol, Fiedler, Hofer, Moller, Starck haben gezeigt, daß die Bearbeitung einiger weniger Typen nicht genügt, um zu einem abschließenden Urteil zu kommen. Eine große Unsicherheit ergibt sich aus der Tatsache, daß das Ausmaß der individuellen Variabilität in den einzelnen Gruppen kaum bekannt ist. Untersuchungen am peripheren Trigenus (Barnikol 1953) zu dieser Frage ergaben erhebliche Gruppendifferenzen. So findet sich bei Columbæ eine erstaunliche Formkonstanz, während andererseits die individuelle Variabilität bei Accipitres sehr groß ist. Aus der großen Gruppe der Vögel sind viele phylogenetisch wichtige Familien unzureichend oder gar nicht untersucht. Unsere Kenntnisse der Trigemini-muskulatur der *Ratitæ* sind lückenhaft und widerspruchsvoll. Unbekannt sind die Verhältnisse bei Tinamiformes, Limicolæ, Cariama, Psophia, Rhinocetus, Accipitres, Cathartidae, Striges, Columbæ u. v. a. Vorliegende Arbeit

beabsichtigt, diese Lücke teilweise auszufüllen. Die Befunde an der Muskulatur der Raubvögel, Eulen, Neuweltgeier und Entenvögel sollen dabei im Vordergrund stehen. Das genauere Verhalten der peripheren Trigeminusäste wurde kürzlich an anderer Stelle publiziert (Barnikol 1953).

Wir unterscheiden an der Trigeminus-innervierten Muskulatur der niederen Wirbeltiere drei Hauptgruppen (vgl. Barnikol, Fiedler, Haas, Hofer, Lakjer, Lubosch, Luther, Säve-Söderbergh, Starck, Stresemann, Vetter):

I. *M. constrictor 1 dorsalis*:

entspringt typisch von der Hirnkapselseitenwand und zieht zum Innengaumenbogen (Palatoquadratum). Innervation = Nervus c_1 d des Trigeminus.

II. *Musc. adductor mandibulae*:

entspringt von der Orbitotemporalregion des Hirnschädels und vom Palatoquadratum und zieht zum Unterkiefer. Innervation = Nerv. mandibularis V_3 .

III. *Musc. constrictor 1 ventralis*:

verbindet die beiden Unterkieferhälften. Innervation. = V_3 .

Wir verwenden für die Aves folgende Gliederung der Kiefermuskulatur, die sich eng an Lakjer und Luther anschließt, aber in Einzelheiten präzisiert ist

I. *Musc. constrictor I dorsalis*:

A. dorsale Gruppe, lateral medial

1. *M. tensor periorbitae*
2. *M. depressor palpebrae*

B. ventrale Gruppe

1. *M. protractor quadrati*
 - a) *M. protractor quadrati* (kaudal)
 - b) *M. protractor pterygoidei* (rostral)

II. *Musc. adductor mandibulae*:

1. ventromedialer Komplex (Ursprung Gaumen)

- a) ventral: *M. pterygoideus ventralis*
- b) dorsal: *M. pterygoideus dorsalis*

2. medialer Komplex (Ursprung am Quadratum)

- a) kaudal und lateral: *M. adductor post.*
- b) rostral und medial: *M. pseudotemporalis profundus*

3. dorsolateraler Komplex (Ursprung am Hirnschädel und Quadratum)

a) medial: M. pseudotemporalis superf.

b) lateral: M. adductor externus

Apon. 1 Portion

Apon. 2 Portion

Apon. 3 Portion

III. Musc. constrictor 1 ventralis:

1. M. intermandibularis (M. mylohyoideus)

2. M. hyomandibularis

3. M. interceratoideus (ceratoideus).

Diese Gliederung unterscheidet sich von der Lakjers in folgenden Punkten: L. faßt die Mm. pterygoideus ventralis, dorsalis und die beiden Pseudotemporales enger zusammen als Adductor internus. Damit stehen M. adductor post. und adductor externus dem Internus als etwa gleichwertige Komponenten gegenüber. Lubosch und Starck haben bereits den M. adductor posterior als den anderen Gruppen nicht gleichwertig erkannt und näher an den Internus angeschlossen.

Die von Lakjer eingeführten Termini für die Portionen des Adductor externus: „superficialis“, „medialis“ („medius“ bei Lubosch), „profundus“ entsprechen nicht streng den wirklichen Lagebeziehungen. Die exakte Analyse der Nerven (Barnikol 1951, 1953) bestätigt jedoch die Berechtigung dieser Gliederung, auch die der Terminologie. Lakjers posthume, vom Autor nicht revidierte Arbeit, enthält nun leider sehr häufig Verwechslungen der einzelnen Portionen. Im einzelnen ergeben sich dadurch recht erhebliche Differenzen zwischen den Benennungen der einzelnen Portionen bei Lakjer und in unserer Arbeit.

Hofers gründliche und umfassende Arbeit (15 Ordnungen) bringt einige neue Gesichtspunkte. Vor allem zeigt Hofer, daß der Versuch von Lakjer, die Portionengliederung des Adductor externus der Reptilien im einzelnen auf die Vögel zu übertragen, unsicher begründet ist. Nun bleibt, selbst wenn wir die Reptilien außer Betracht lassen, die Frage, ob innerhalb der Klasse Aves eine prinzipielle, morphologisch begründete Portionengliederung des Adductor externus existiert. Hofer läßt diese Frage offen, da er glaubt, zwei verschiedene Adductor externus-Typen bei Vögeln nachweisen zu können. Diese sollen keine Beziehungen

zueinander haben. Hofer ist geneigt, den dreigliedrigen Typ von dem zweigliedrigen abzuleiten. Er verzichtet jedoch auf eine Entscheidung in dieser Frage, da das Nervenverhalten als Kriterium versagt. Nun haben unsere Untersuchungen des peripheren Trigemini bei Vögeln (Barnikol 1953) jedoch den Nachweis erbracht, daß auf Grund des Nervenverhaltens und der Gliederung des Sehnenskelettes eine Portionengliederung des Adductor externus der Vögel möglich ist und eindeutige Homologien nachgewiesen werden können. Die Befunde ergeben, daß auch bei Vögeln drei Hauptportionen vorkommen. Über deren Homologisierung mit den Verhältnissen bei Reptilien kann einstweilen nichts ausgesagt werden. Die verschiedenen Adductor externus-Typen ergeben sich aus einer verschiedenen Kombination der Grundportionen. Wir können den Nachweis führen, daß ein äußerlich zweigliedriger Adductor externus bei verschiedenen Arten etwas Grundverschiedenes sein kann. Zweigliederung kann durch Reduktion einer der Grundportionen zustande kommen. Diese Reduktion, kann wie gezeigt wird, bei verschiedenen Arten verschiedene Teile betreffen. Zweigliederung kann aber auch durch Eingliederung einer Grundportion in eine andere zustande kommen.

Ein weiteres, von Hofer angeschnittenes Problem betrifft den *M. pseudotemporalis profundus*. Dieser ist nach der Auffassung von Hofer nicht näher mit dem *M. pseudotemporalis superficialis* in Zusammenhang zu bringen und ist nicht dem gleichnamigen Reptilmuskel homolog. Hofer nennt den *Pseudotemporalis profundus* der Vögel daher *M. quadratomandibularis*. Der *Pseudotemporalis superficialis* bleibt in Hofers Terminologie *M. pseudotemporalis* schlechthin. Wir können jedoch an den von uns untersuchten Formen häufig engere Beziehungen zwischen den beiden Muskeln aufzeigen und behalten daher die Bezeichnungen von Lakjer bei.

1. Material und Methode

Es wurden 43 Species untersucht, die sich auf folgende Gruppen verteilen (System nach Stresemann 1934)

Ordo	Species	Anzahl untersuchter Individuen
Galli	<i>Gallus gallus dom.</i> L.	7
	<i>Phasianus colchicus</i> L.	2
	<i>Coturnix coturnix</i> L.	1

Ordo	Species	Anzahl untersuchter Individuen
Opisthocomi	Opisthocomus hoatzin P. L. S. Müll,	2
Columbae	Columba palumbus L.	3
	Columba livia dom. L. verschiedene	
	domest. Rassen	9
Laro-Limicolae	Streptopelia risoria	1
	Vanellus vanellus L.	1
	Scolopax rusticola L.	1
	Larus argentatus Pontoppidan	1
Sphenisci	Spheniscus demersus L.	1
Anseres	Cygnus olor Gmelin	1
	Anser anser dom. L.	1
	Sarcidiornis melanotus Penn.	1
	Anas crecca L.	1
	Anas platyrhynchos L. dom.	4
Steganopodes	Phalacrocorax carbo L.	1
Gressores	Ciconia ciconia L.	1
	Canchroma cochlearia L.	1
Accipitres	Ixobrychus minutus L.	1
	Haliaeetus albicilla L.	1
	Buteo buteo L.	4
	Accipiter gentilis L.	2
	Accipiter nisus L.	2
	Otogyps auricularis Daud.	1
	Gyps fulvus Hablizl.	1
	Falco tinnunculus L.	4
Cathartidae	Sarcorhamphus papa Ill.	1
	Cathartes burrovianus Cass.	1
Cuculi	Centropus rufipennis Gr.	1
	Centropus senegalensis L.	1
Musophagidae	Turacus donaldsoni Sharpe	1
	Gymnoschizorhis personata Rüpp.	1
Striges	Asio otus L.	1
	Athene noctua Scopoli	3
	Strix aluco L.	1
	Tyto alba Scopoli	4
Halcyones	Alcedo atthis ispida L.	1
Macrochires	Micropus apus L.	1
Picoidea Capitonidae	Trachyphonus cafer Vieill.	1
Passeres	Corvus corone L.	1
	Coloeus monedula L.	1
	Sturnus vulgaris L.	1

Für Überlassung von Material haben wir zu danken Herrn Doz. Dr. H. Hofer Gießen/Wien, Herrn Prof. Dr. Mertens und Herrn Dr. Steinbacher vom Senckenberg Museum Frankfurt a. M., Herrn Dr. Sick Rio

de Janeiro, Herrn Dr. Grzimek Zoo Frankfurt a. M., Herrn S. Pfeiffer Frankfurt a. M., Fechenheim.

Die Köpfe waren in Formol oder in Alkohol konserviert. Die Präparation erfolgte unter dem Binokular z. T. nach Vorbehandlung mit verdünnter Salpetersäure.

2. Eigene Befunde

a) *Musculus adductor mandibulae externus*

1. Die Beziehungen zwischen dem M. adductor externus und dem Processus zygomaticus

IN letzter Zeit haben Dullemeijer, Rooth und van Vendeloo spezielle Untersuchungen über die kausalen Beziehungen zwischen der Anheftung von Sehnen am Knochen und dem feineren Knochenrelief angestellt. Ein aufschlußreiches Beispiel für derartige Beziehungen ist der Processus zygomaticus der Hühnervögel und seine Beziehungen zur Aponeurose 2 des *M. adductor externus*. Bei *Gallus* findet sich ein typischer Processus postorbitalis der mit dem hinten gelegenen Processus zygomaticus zu einer geschlossenen Spange verschmilzt. Die knöcherne Spange findet sich nur bei älteren Tieren. Der ventrale Abschluß erfolgt bei Jungvögeln durch die Aponeurose 2. Bei frisch geschlüpften Kücken findet sich nur die Sehne, ein Knochenhöcker fehlt noch. Die Sehne wird mit zunehmendem Alter kräftiger und nimmt die Verlaufsrichtung, die später der Proc. zygomaticus einnimmt. Die Ossifikation erfolgt von central nach peripherwärts, beginnt also am Squamosum und erreicht erst relativ spät den Postorbitalfortsatz. Es kommt also zu einem schrittweisen Ersatz der Sehne durch Knochen.

Die Sehne besitzt aber gleichzeitig eine Verbindung zum Proc. postorbitalis, welche wir Lig. Zygomaticum nennen (Abb. 2). Der Proc. zygomaticus findet schließlich Anschluß an den Processus postorbitalis. Bei älteren Hühnern greift nun der Adductor externus mit seinem Aponeur. 2 Teil mehr und mehr von unten und lateral auf das Lig. zygomaticum über. Die Aponeurose 2 verstärkt sich und zieht unter der Spitze des Postorbitalfortsatzes und des Lig. postorbitale vorbei. Bei 2—3jährigen Hühnern ist der Proc. zygomaticus (Abb. 1 proc. zyg.) nach ventral und unter den Proc. postorbitalis gerichtet. Dort, wo die beiden Knochenfortsätze verschmelzen, (Abb. 1, x) wächst die Spitze des Proc. zygomaticus noch etwas weiter, zeigt aber nun eine leichte Abknickung nach rostral (Abb. 1). Der ventrale Rand des Proc. zygomaticus macht diese Abknickung nicht mit (Abb. 1) sondern dieser ver-

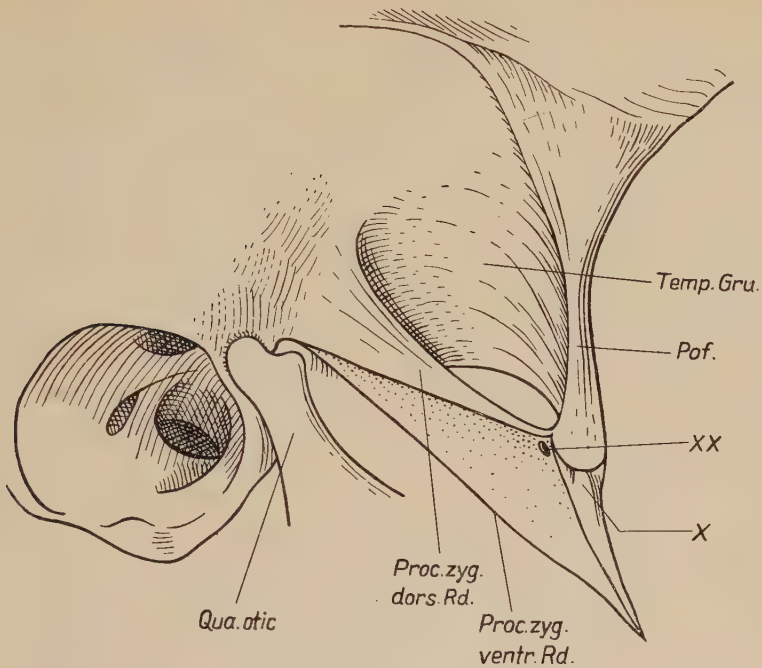


Abb. 1. *Gallus gallus* L. Ansicht der temporalen Spange von rechts. x = Verschmelzungsstelle des Proc. zygomaticus und postorbitalis, Änderung der Wachstumsrichtung. xx = Beginnende Rückbildung der primären Verwachsungsstelle. Abkürzungen für diese und die folgenden Abbildungen am Schluß der Arbeit

läuft gerade vom Ursprung bis zur Spitze. Hervorgehoben sei, das eine knöcherne Verbindung von Proc. zygomaticus und Proc. postorbitalis zunächst nur am dorsalen Rand erfolgt. Die Ossifikation der ventralen Lamelle des Proc. zygomaticus erfolgt viel später. Ist diese im Gange, so wird die primäre Verbindung wieder gelöst. Abb. 1 zeigt ein Stadium, in dem dieser Rückbildungsprozeß im Gange ist (Abb. 1 bei xx). Schließlich bleibt am kaudalen Rand des Postorbitalfortsatzes nur ein kleiner Knochenhöcker übrig, der die Lage der primären Verschmelzungsstelle angibt. Der beschriebene Vorgang ermöglicht gleichzeitig, daß das Schläfenfenster synchron mit der eingelagerten Muskulatur wächst.

Der Proc. zygomaticus steht also von vornherein mit der Aponeurose 2 in Verbindung. Ein Einfluß des Muskels auf den Postorbitalfortsatz und damit ein Einfluß auf die weitere Formgestaltung kann sich erst nach Abschluß der Brückenbildung auswirken. Die „Stammsehnen“ sind gewissermaßen der materielle Ausdruck der Zugresultante der Muskulatur. Bei Hühnervögeln ist offensichtlich der Proc. zygomaticus eine verknöcherte Partie der Apo-

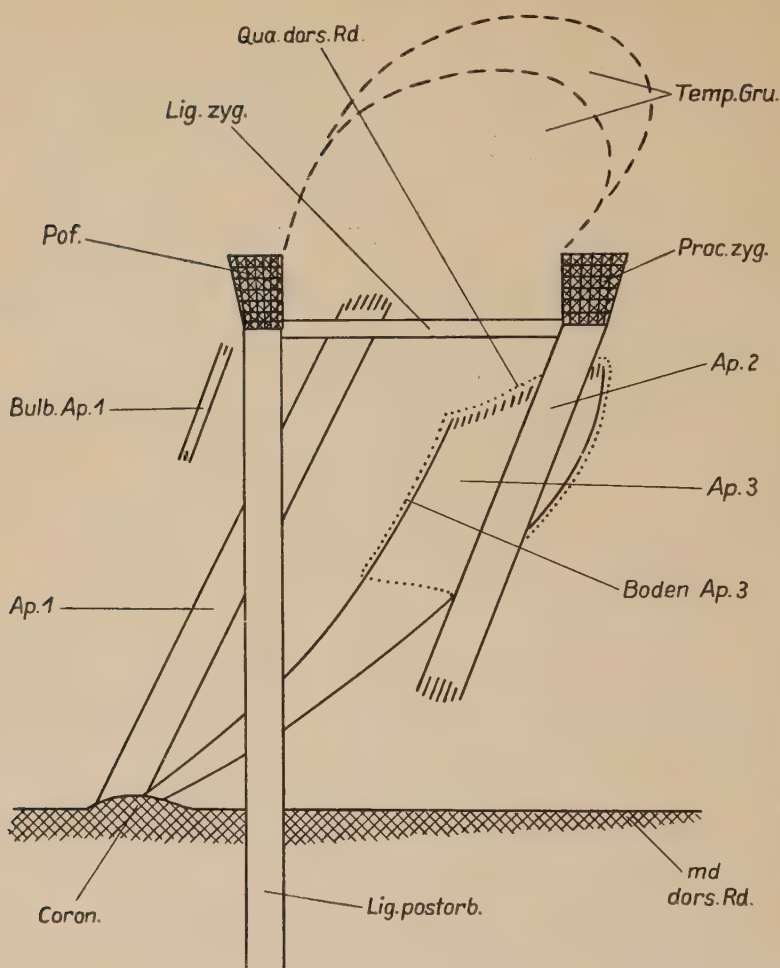


Abb. 2. Schema des Sehnenskelettes des Adductor mandibulae externus der Vögel. Ansicht von links

neurose 2 und damit gleichzeitig ein Indikator für die verschiedenen, während des Ossifikationsprozesses einwirkenden Zugwirkungen.

Die Benennung des Proc. zygomaticus ist eindeutig bei Hühner-vögeln, nicht aber bei anderen Familien. Wir schlagen vor, als Proc. zygomaticus den Fortsatz einheitlich zu benennen, der im Zusammenhang mit der Aponeur. 2 Portion des Adductor externus steht. Der Proc. postorbitalis ist durch die Insertion des Ligamentum postorbitale gekennzeichnet. Der eine von uns (Bar. 1952) hat vorgeschlagen, die Bezeichnung Lig. postorbitale endgültig

durch Lig. squamosomandibulare zu ersetzen, da das Band immer mit dem Squamosum-Anteil des Knochenzapfens verbunden ist, andererseits mehrere nicht homologe Postorbitalfortsätze vorkommen können (Barnikol 1952). Nun ist die Frage nach dem Verlauf der Knochengrenzen am Vogelschädel meist ungeklärt, denn die Nähte obliterieren sehr früh und Schädel von Pulli gehören zu den größten Seltenheiten in Sammlungen. Wir haben diese Frage inzwischen weiter verfolgt und können heute mitteilen, daß bei den von uns untersuchten Schädeln von Carinaten-Pulli das Squamosum stets an der Bildung des Postorbitalfortsatzes beteiligt ist (untersucht wurden *Cygnus nigricollis*, *Ciconia nigra* u. *alba*, *Platalea leucorodia*, *Corvus corone* und *Strix aluco*). Bei *Dromaeus* schiebt sich aber das Parietale breit zwischen Frontale und Squamosum ein. Der Postorbitalfortsatz wird ausschließlich von Frontale, seine Spitze vom Pleurosphenoid gebildet. Eine Beteiligung des Squamosum existiert nicht. Wir beabsichtigen, diese Frage an umfangreichem Material weiter zu untersuchen. Jedenfalls ist die Bezeichnung Lig. „squamosomandibulare“ nicht allgemein bei Vögeln verwendbar. Das Ligamentum zygomaticum tritt nur gelegentlich auf. Es handelt sich um eine sehnige Struktur, die vom Ursprung der Apon. 2 (bzw. vom Proc. zygomaticus) ausgeht, als Ursprung für Adductor externusteile benutzt wird und am Postorbitalfortsatz inseriert (Abb. 2).

II. Die Stammsehnen des Adductor mandibulae externus

Entsprechend den besonderen Raumverhältnissen am Vogelkopf und im Einklang mit der Funktion sind die Muskelindividuen im Trigeminusgebiet zu Komplexen zusammengeschlossen. Spindelförmige Muskeln kommen in typischer Ausbildung nicht vor. Neben flächenhaften und zylindrischen finden sich vor allem pyramidenförmige Muskeln. Bei flächenhaften und zylindrischen Muskeln sind Ursprünge und Ansatz über eine relativ große Fläche verteilt. Die Ränder dieser Ansatzfelder können individuell recht variabel sein. Pyramidenförmige Muskeln besitzen an einer Anheftung eine Stammsehne. Die Muskelmasse ist u. U. weit vom Ansatzpunkt weg verlagert. Wir gehen wohl nicht fehl in der Annahme, daß die beengten Raumverhältnisse am Vogelkopf die Ausbildung derartiger Strukturen begünstigen. Kommt es zu Rückbildung von Muskeln, so kann sich eine derartige Stammsehne in alter Lage erhalten (Stark 1940, Abb. 18). Diese Befunde

legen doch die Vermutung nahe, daß neben den funktionellen Erfordernissen die Ausbildung derartiger Sehnenskelette bei Vögeln auch weitgehend von konservativen Faktoren abhängt. Wir wollen damit keineswegs eine so extreme Deutung anerkennen, wie sie Lubosch (1933) gibt, der dem Sehnenskelett bei Reptilien und Vögeln jede funktionelle Bedeutung abspricht und hier „eine Ähnlichkeit besonderer Art“ sieht. Andererseits meinen wir, daß gerade die muskellosen Sehnenrudimente doch zeigen, daß derartige Bildungen phylogenetisch fixiert werden können, ohne in jedem Einzelfall direkt unter dem formbildenden Einfluß der Funktion zu entstehen.

Es läßt sich weiterhin zeigen, daß eine solche Stammsehne auch sekundär wieder von Muskulatur besetzt werden kann. Hofer beschreibt bei Otis fibroese Rudimente und diskutiert ebenfalls die Möglichkeit, daß derartige Strukturen wieder funktionell bedeutsam werden können. Bei diesem Stand der Dinge kann also eine Analyse des Sehnenskelettes wohl für eine morphologische Bewertung des Muskelkomplexes von Bedeutung werden.

Die „Stammsehne“ ist natürlich keine isolierte Bildung und kann nur im Rahmen des ganzen Muskelkomplexes verstanden werden. Da nun fast stets Fasersysteme vorkommen, die mit mehreren Stammsehnen in Verbindung stehen, ergibt sich für die morphologische Gliederung die Notwendigkeit, auch das feinere Verhalten der Nerven zu Rate zu ziehen. Grundsätzlich ist also zu verlangen, daß neben dem genauen Ursprungs- und Insertionsverhalten auch die Analyse des Sehnenskelettes durchgeführt wird und daß die Innervation des Muskels nicht nur generell geprüft wird, sondern auch das Verhalten der Nerven zu den Portionen genau geklärt wird. Erst wenn diese Forderungen erfüllt sind, kann die umstrittene Frage der morphologischen Bewertung des Adductor externus beantwortet werden. Vorliegende Arbeit befaßt sich vor allem mit der Analyse des Muskels selbst. Die Befunde am Nervensystem sind inzwischen publiziert (Barnikol 1953) und werden nur ergänzt. Für die Schlußfolgerungen sind diese Befunde allerdings entscheidend wichtig.

Generell läßt sich feststellen (Lakjer, Lubosch, Starck), daß der Adductor mandibulae externus aus 3 Ursprungsgebieten zum Unterkiefer zieht. In diesen 3 Hauptrichtungen finden wir 3 Aponeurosen („Stammsehnen“) [Abb. 2]. Wir legen daher diese

Differenzierung auch nomenklatorisch unserer Einteilung zugrunde.

Aponeurose 1 (distal, Insertion) Abb. 2

sie nimmt Fasern aus der Schläfengrube auf (externus temporalis). Weiterhin können Fasern von der Schädelwand sich anschließen. Diese sind dann nach medial wieder aponeurotisch begrenzt (= Bulbusaponeurose Abb. 2). Insertion am dorsalen Rand des Supraangulare („Proc. coronoideus Lebedinsky“).

Aponeurose 2 (proximal, Ursprung)

entspringt vom Proc. zygomaticus und gegebenenfalls von einem Höcker am otikalen Quadratumteil. Von ihr entspringen die Muskelteile, die lateral zur Mandibel ziehen. Sie liegt in der Regel zwischen Aponeurose 1 und 3.

Aponeurose 3 (distal, Insertion)

nimmt Muskelteile vom Processus oticus quadrati und vom kaudolateralen Rand des Corpus quadrati auf. Sie verläuft meist schräg und inseriert dicht hinter der Aponeurose 1 am dorsalen Rand des Unterkiefers (Abb. 2).
(Abb. 2).

Wir legen diese 3 Aponeurosen also der Gliederung des Muskels zugrunde und bezeichnen die jeweils an der Aponeurose ansetzenden Fasern als „Aponeurose-Portion“. Die Zuteilung fraglicher Übergangsschichten erfolgt auf Grund des feineren Nervenverhaltens. Wir unterscheiden also

	Ursprung	Stammsehne
Aponeurose 1-Portion	Temporalgrube Proc. postorbitalis	Aponeurose 1
Aponeurose 2-Portion	Proc. zygomaticus	Aponeurose 2
Aponeurose 3-Portion	a) Proc. oticus quadrati b) Corpus quadrati	Aponeurose 3

Zwischen den drei Portionen des Adductor externus gibt es stets Übergänge. Die Ausbildung der Portionen wechselt innerhalb der Klasse Aves sehr stark. Wo im Einzelfall die Grenze zwischen funktionell Bedingtem und Typusgemäßen zu ziehen ist, muß in jedem Fall durch sorgfältige Analyse geklärt werden.

III. Einzelbefunde am *Musc. Adductor externus*

Buteo buteo L.: Die drei Aponeurosen sind typisch, doch besteht ein engerer Zusammenhang zwischen der Apon. 1- und 2-Portion (Abb. 3). Alle Muskelfasern aus der Temporalgrube sammeln sich in einer Rinne zwischen Proc. postorbitalis und proc. zygomaticus und treten hier an die Aponeurose 1, die an der Bulbusseite freiliegt. Nach oben hin ist die Aponeurose von Muskelfasern umhüllt. Hier kann sich eine schwache Bulbusaponeurose ausbilden.

Die Aponeurose 2 liegt hinter der Aponeurose 1 und unterkreuzt das Lig. postorbitale (Abb. 3). Ein kurzes breites Lig. zygomaticum ist ausgebildet (Abb. 3, s. S. 9). Nach hinten geht das Band kontinuierlich in die Kante der Aponeurose 2 über. Die Aponeurose 2 zieht außen über die Aponeurose 3 hin. Beide Aponeurosen sind durch vertikal verlaufende Muskelfasern verbunden. Diese Fasern werden bei *Buteo* vom Nervus externus profundus (N. ex. 3) versorgt. Deshalb gehört diese Übergangsschicht zur Aponeurose 3-Portion. Die Faseranteile, die von der Aponeurose 2 entspringen und direkt zum Unterkiefer ziehen, also die distale Fortsetzung des soeben besprochenen Anteiles, werden stets vom Nervus extern. medialis (N. ex. 2) versorgt.

Die Aponeurose 3 Portion entspricht weitgehend dem M. externus profundus von Lakjer. (Abb. 13, 23). Sie entspringt vom dorsalen Rand des Proc. orbitalis quadrati außen (Abb. 13) und reicht bis an den Proc.

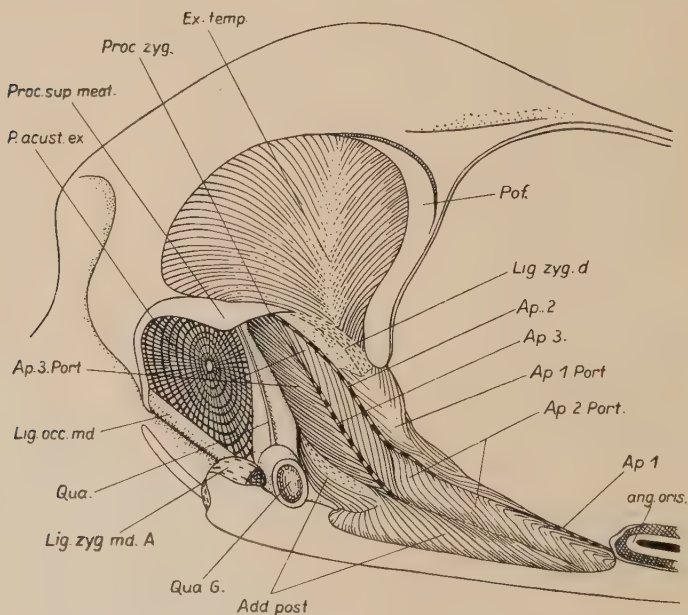


Abb. 3. *Buteo buteo* Ansicht von rechts, Jochbogen entfernt. Beachte das weite Ausgreifen des M. adductor posterior nach vorn und den Verlauf der Aponeurose 2 und 3. Die Aponeurose ist nur im Insertionsbereich sichtbar

zygomaticus heran. Sie bildet in der Tiefe eine Bodenaponeurose aus, welche vom dorsalen Rand des Quadratum entspringt und weiteren Fasern Ursprung bietet.

Accipiter gentilis L. zeigt sehr ähnliche Befunde. Die Aponeurose 2 Portion beherrscht das Bild im Ansatzgebiet an der Mandibula, besetzt auch das Gebiet, das bei *Buteo* vom vorderen lateralen Teil des Adductor posterior in Anspruch genommen wird. Der mediale Rand der Aponeurose 1 (Abb. 14) nimmt eine Abgliederung des M. pseudotemporalis superficialis auf.

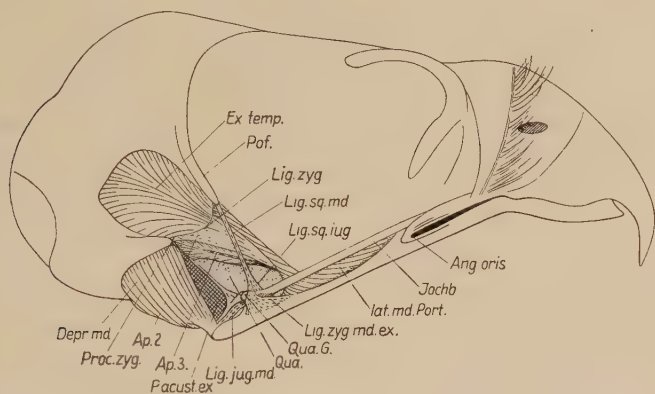


Abb. 4. *Accipiter nisus* L. oberflächliches Bild von rechts. Verhalten des Ligamentum jugomandibulare externum ist Variante.

Bei *Accipiter nisus* L. war die Verbindung vom Pseudotemp. supf. zur Aponeurose 1 noch stärker ausgebildet, so daß der Nerv ad angulum oris den Pseudotemporalis superf. durchbohrt. Das Lig. zygomaticum ist schwach, die Verbindung zwischen Aponeurose 3-Portion und Adductor, post. nur angedeutet (Abb. 4).

Bei *Haliaeetus albicilla* L. (Abb. 5) läuft das Lig. zygomaticum horizontal. Die Aponeurose 2 Portion (laterale mand. Port.) verhält sich wie beim Habicht. Im übrigen gleicht der Befund weitgehend dem von *Buteo*.

Otogyys auricularis Daud. (Abb. 6, 7) besitzt einen außergewöhnlich reich gegliederten Adductor externus. Wir gliedern die Muskeln in einzelnen Köpfe und bezeichnen diese, um die Formenmannigfaltigkeit übersichtlicher zu gestalten in der Reihe von hinten nach vorn als K_1 — K_7 (Abb. 7). Die Vermehrung der Muskelköpfe verursacht eine erhebliche Verstärkung und Differenzierung der Aponeurose 1. Sie ist als breite Aponeurosis 1 communis weit herauf an der lateralen Seite sichtbar. An ihr setzen K_2 — K_7 an. Die Aponeurose selbst inseriert am Unterkiefer in dem Gebiet zwischen Mundwinkel und Adduktor-Höcker. K_1 und K_2 entspringen von der Aponeurose 2. Die Aponeurose 2-Portion entspringt vom Proc. zygomaticus und von einem Höcker am Proc. oticus quadrati. Nach kaudal erreicht dieser Ursprung den Proc. suprameaticus. Die Aponeurose 2-Portion bildet eine mächtige

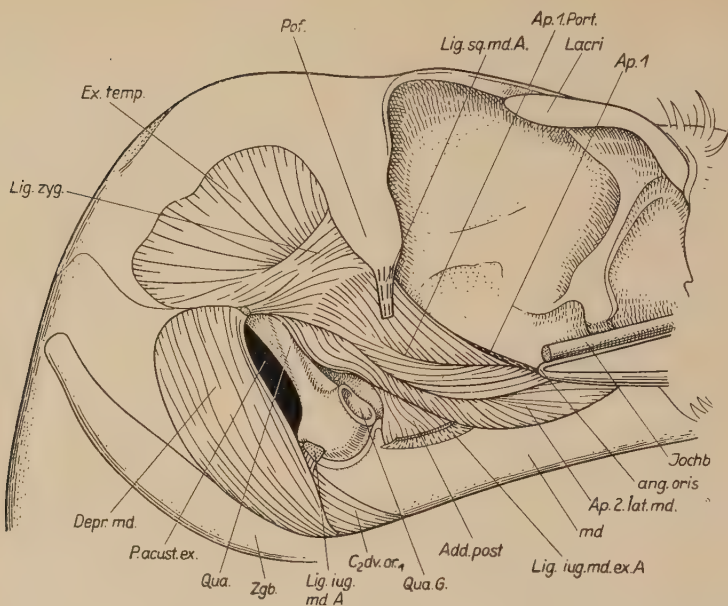


Abb. 5. *Haliaeetus albicilla* L. Oberflächliches Bild des M. adductor mandibulae externus nach Resektion des Jochbogens, Ansicht von rechts

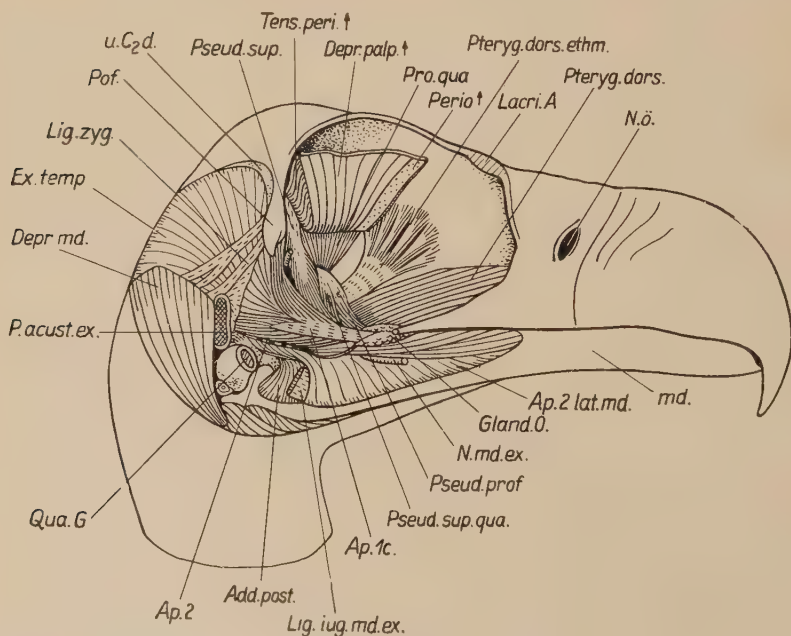
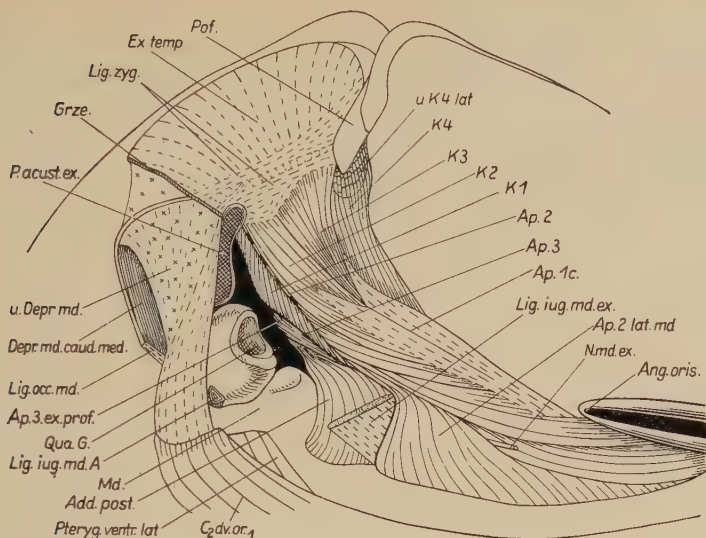


Abb. 6. *Otogyps auricularis* Daun. Übersichtsbild der Trigemini-muskulatur von rechts. M. constrictor 2 und Augapfel entfernt, Jochbogen reseziert. Periorbita hochgeklappt


 Abb. 7. *Otogyps auricularis* Daud. Ansicht des *M. adductor mandibulae externus* von rechts

laterale Mandibelschicht. Zwischen Aponeurose 2 und 3 findet sich eine Zwischenschicht wie bei *Buteo*. Die Aponeurose 3-Portion ist oben von K_1 verdeckt. Sie entspringt fleischig am Gelenkteil des Proc. oticus quadrati und am hinteren Quadratrund und medial von der Aponeurose 3 auch an der oberen äußeren Fläche des Quadratum. Die Bodenaponeurose ist sehr kräftig. Die Apon. 3-Portion steht mit dem Adductor post. in sehniger und fleischiger Verbindung.

Einzelbeschreibung von K_1 — K_7 :

K_1 entspringt aus der Gegend des otikalen Quadratgelenkes und von der Aponeurose 2. Insertion an Aponeurose 3. Entspricht der Aponeurose 2/3 Zwischenschicht. Nerv. ext. med.

K_2 entspringt dorsal über K_1 vom Lig. zygomaticum und einer Abgliederung der Aponeurose 2. Insertion an der Aponeurosis 1 communis Nerv. ext. sup. u. (od.) med.

K_3 vom Lig. zygomaticum außen zur Aponeurose 1. N. ex. sup.

K_4 von der Spitze des Proc. postorbitalis und vom Lig. postorbit. Grenzt von hinten her an die Orbita und inseriert an der Aponeurose 1 communis. N. ext. sup.

K_5 schließt sich medial an. Entspringt außen an der Innenseite des Postorbitalfortsatzes, in der Tiefe aber aus der Temporalgrube (Abb. 30) Insertion gemeinsam an Aponeurose 1. N. ext. sup.

K_6 entspringt aus der Tiefe der Schläfengrube und ist die Fortsetzung des Externus temporalis auf die Innenseite der lateralen Wand des Recessus temporalis internus (Abb. 30). Insertion an Aponeurose 1. N. extern. sup. und ext. med.

K_7 ist = Adduct. externus temporalis. N. ext. sup.

Die Gliederung des Adductor externus in K_1 — K_7 bei Otogyps dient der leichteren Beschreibung. Sie ist nicht ohne weiteres auf andere Formen übertragbar. K_1 ist in der Aponeurose 2—3 Zwischenschicht anderer Formen enthalten. K_4 tritt gelegentlich als gut abgrenzbare Sonderportion auf. Eine ähnliche Portion inseriert bei Columba an der Aponeurose 2, bei Accipitres stets an Aponeurose 1. K_2 gehört zur Aponeurose 1—2 Zwischenschicht. K_3 — K_7 gehören zur Aponeurose 1-Portion.

Innervation von K_1 — K_7 siehe Barnikol 1953 (p. 303 u. Abb. 12).

Falco tinnunculus L. (Abb. s. Barnikol 1952, Abb. 12 a).

Die Aponeurose 1-Portion erscheint im Vergleich mit Otogyps reduziert. Entsprechend der geringeren Körpergröße und der mehr kugligen Schädelform ist der Add. externus temporalis mehr nach kaudal und medial auf die Schädelkapsel gedrängt. K_4 ist kaum nachweisbar, da der Proc. postorbitalis und das Lig. postorbitale nicht mehr als Ursprung benutzt werden. K_5 (Abb. 17) und K_6 sind schwer gegeneinander abzugrenzen. Sie entspringen von der Wurzel des Proc. postorbitalis. Die Aponeurose 2 entspringt von einem Höcker des Proc. oticus quadrati. $K_{2,3}$ treten nicht als eigene Köpfe in Erscheinung, da das Lig. zygomaticum fehlt.

Die Aponeurose 2-Portion liegt im ganzen weiter rostral als bei den bisher besprochenen Formen. Der vordere Teil dieser Portion dominiert an der Außenseite des Unterkiefers. Er reicht bis zum Mundwinkel. Die Aponeurose 1-Portion inseriert bereits dicht vor dem Aditus canalis primordialis. Die Aponeurose 2-Portion geht oben in den Add. externus temporalis über. Die Aponeurose 3 nimmt die Fasern der Zwischenschicht von der Aponeurose 2, sowie Anteile vom otikalen Fortsatz des Quadratum auf. Die Anteile vom dorsalen Quadratrande sind vorhanden, ziehen aber nicht zur Aponeurose 3 sondern treten in Verbindung mit dem Adductor post. (Innervation aus Nerv. pterygoideus). Bei einem Kopf fand sich beiderseits ein sehr eigenartiger Befund (Abb. 17). Hier zog ein scharf abgegrenztes Muskelbündel mit dem K_6 durch die Knochenrinne abwärts und verband sich mit der Ansatzsehne des M. pseudotemporalis superficialis („Quermuskel“). Dieser zusätzliche Muskel besitzt eine eigene lange Insertionssehne. Dieser Befund gewinnt an Interesse wenn wir berücksichtigen, daß der Pseudotemp. superfic. recht häufig (Starck, Barnikol 1953) aus dem N. adduct. ext. innerviert wird. Offensichtlich besteht hier ein Hinweis auf eine engere Verwandtschaft beider Muskeln. Unsere Befunde am Nervensystem haben jedenfalls keine Stütze für die Ansicht von Hofer, der völlig selbständige Innervation seines Pseudotemporalis annahm, erbracht.

Während bei Falco die Aponeurose 1-Portion gegenüber Otogyps reduziert ist, zeigt diese Form im Vergleich mit *Athene noctua* die kräftigere Aponeurose 1-Portion. (Abb. Barnikol 1952, Abb. 12 b).

Unten liegt die Aponeurose 1 frei, bulbuswärts finden sich noch $K_{5,6}$ über ihr. Die Insertion (Abb. 8) erfolgt kaudal vom Aditus Canalis primordialis. Der Add. externus temporalis ist als schmales Band weit caudad über den Schädel gezogen. Die mandibulare Portion der Apon. 2

Port. ist mächtig entfaltet (Abb. 8). Das Ansatzgebiet ist vergrößert, der Kiefer in diesem Gebiet fenestriert, so daß der Ram. mandib. V und der Meckelsche Knorpel lateral nicht von Knochen bedeckt sind. Nach Entfernung der knöchernen Ohrlamelle (Abb. 8) erscheint die im Vergleich zu *Falco* recht mächtige Aponeurose 3-Portion. Die Aponeurose 3 nimmt Fasern auf, die vom dorsalen Quadratrand entspringen. Mit dem Adductor post. kommt schwacher Faseraustausch vor.

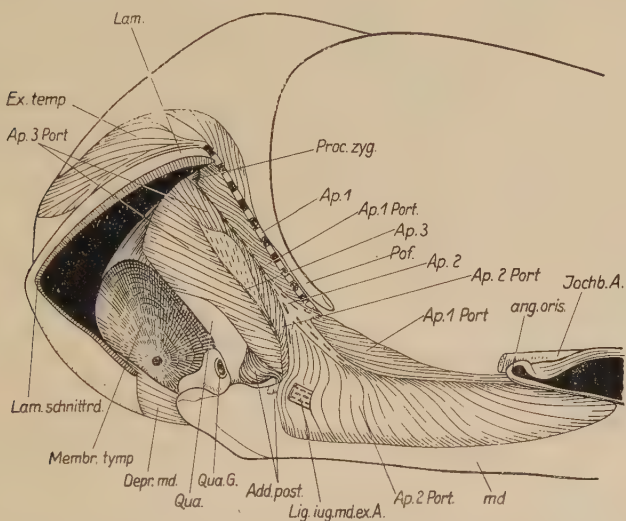


Abb. 8. *Athene noctua* Scopoli. Ansicht von rechts, Ohrlamelle und Jochbogen reseziert. Der über der Lamelle liegende Externus temporalis ist nur durch die Aponeurose 1 mit dem Unterkiefer verbunden

Bei *Asio otus* L. (Abb. Barnikol 1952 Abb. 12b) ist die Apon. 1-Portion gegenüber *Athene* weiter reduziert. Die Add. ext. temporalis Portion ist gerade noch angedeutet. Sie greifen nicht mehr nach außen auf den Hirnschädel über. Die verbleibenden Anteile sind auf das Gebiet dicht vor der Aponeurose 2 beschränkt, greifen von hier nach medial herum und setzen an der Aponeurose 1 an (Abb. 26). Der Hauptteil der Aponeurose 1-Portion (Abb. 26 durchscheinend) entspricht $K_5, 6$. Die Aponeurose 2-Portion ist stärker entfaltet, der Proc. zygomaticus verlängert. Die Aponeurose 3-Portion entspringt vom Proc. oticus quadrati und erreicht das caudale Ende des Proc. zygomaticus. Sie kreuzt typisch über den Adductor post. mit dem Faserverbindung besteht.

Tyto alba Scopoli ähnelt, was den Differenzierungszustand des Adductor externus betrifft, *Asio otus*. (Abb. 9). Die Aponeurose 1-Portion findet sich nur in einem kleinen Bezirk dorsal vor der Aponeurose 2. Der Add. externus temporalis ist durch einen winzigen Zipfel angedeutet. Die Aponeurose 1 inseriert dicht seitlich vom Pseudotemporalis superficialis. Die Aponeurose 3 Portion ist typisch und hängt direkt mit dem Add. post. zusammen.

Sarcorhamphus (Gypagus) papa Illig weicht in den Einzelheiten erheblich von den besprochenen echten Accipitres ab. Die Aponeurose 1-Portion liegt unter der Temporalgrube und greift wenig auf das Schädeldach aus. Nur oberflächliche dorsolaterale Schichten erreichen die eigentliche Fossa temporalis (Abb. 10 ext. temp.). Den Hauptanteil der Apon. 1-Portion bilden die Partien, die vom ventralen Rand der Schläfengrube und medial davon entspringen (K_5 , K_6). Diesen Köpfen steht bei *Sarcorhamphus* relativ viel Ursprungsfläche zur Verfügung, so daß der Extermus temporalis nicht zur Entfaltung kommt. Die gleichen Massenrelationen bedingen aber auch eine besonders gute Ausbildung der Bulbusaponeurose. Sie inseriert zusammen mit der Apon. 1 am Unterkiefer. Der Postorbitalfortsatz und das Lig. postorbitale liegen vor dem M. adductor externus. Add. extern. temporalis und Aponeurose 2-Portion liegen direkt übereinander und hängen an der Berührungsfläche zusammen. Auf der Aponeurose 2-Portion liegt nämlich außen eine Schicht, die etwa $K_{2,3}$ entspricht. Die Aponeurose 2 wird erst sichtbar, wenn man den Jochbogen entfernt (Abb. 10). Die Aponeurose 2-Portion entspringt am seitlichen unteren Rand der Schläfengrube bis dicht vor und über der Gehörgangsöffnung. Ein Lig. zygomaticum fehlt. Die Portion ist kompliziert gefiedert. Ihre Stammsehne

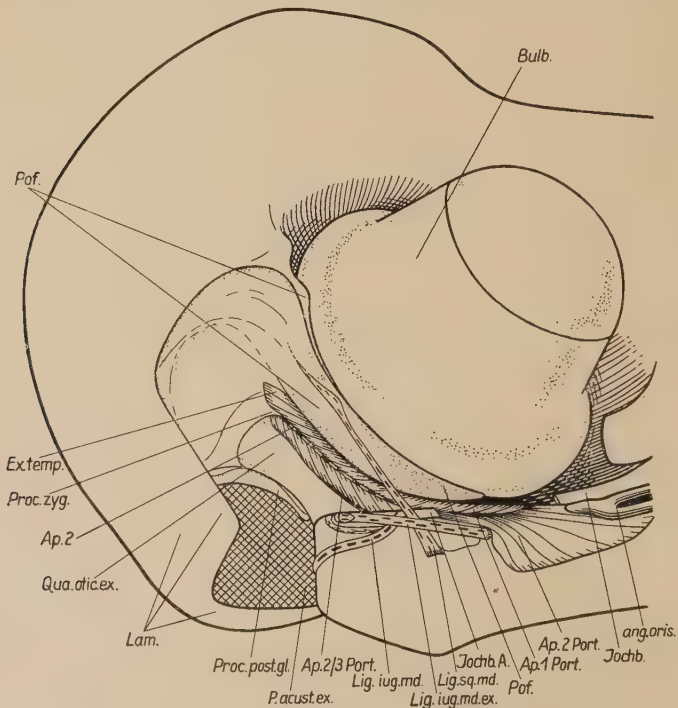


Abb. 9. *Tyto alba* Scopoli. Ansicht von rechts. Beachte die Beengung des Raumes für den Adductor mandibulae externus durch die Bulbus oculi, die Verlängerung des Postorbitalfortsatzes und das Lig. postorbitale

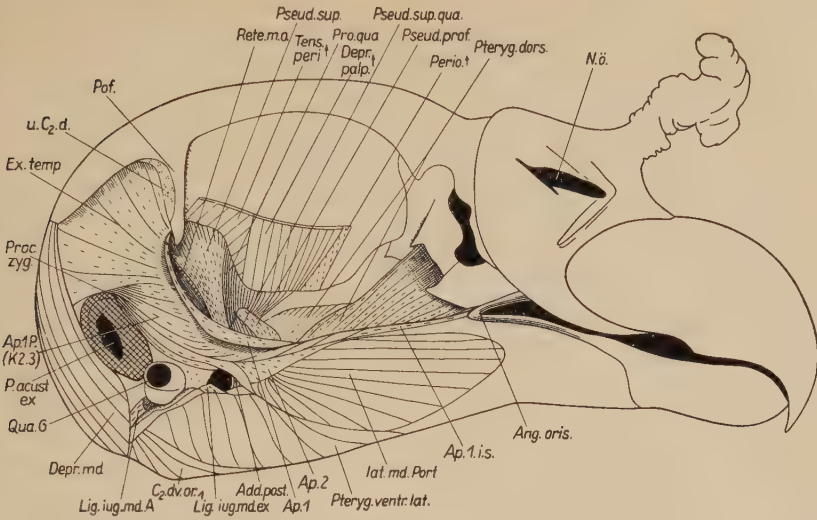


Abb. 10. *Sarcorhamphus papa* Ill. Übersichtsbild von rechts, Jochbogen reseziert. Beachte das dicke Bindegewebslager um den äußeren Gehörgang

entspringt vom Proc. zygomaticus. Die Aponeurose 3-Portion entspringt vom Proc. oticus quadrati und vom dorsalen Rand des Corpus quadrati. Der Adductor ext. profundus ist also im ganzen besonders mächtig entfaltet und verdeckt den Adductor posterior.

Cathartes burrovianus Cass. zeigt ganz ähnliche Verhältnisse wie der Königsgeier, was das Ausgreifen des Add. externus temporalis auf das Schädeldach betrifft. Doch ist der Ext. temp. relativ etwas mächtiger im Vergleich zu *K₅, 6*. Das Lig. zygomaticum ist vorhanden. Die Bulbusaponeurose steht mit der Aponeurose 1 und 2 in Verbindung. Die Verbindung zur Aponeurose 2 erfolgt über einen Muskelkopf, der vom Lig. zygomaticum und Lig. postorbitale entspringt. Die Aponeurose 2-Portion ist wieder besonders mächtig. Die mandibulare Portion reicht bis ins Niveau des Hinterrandes der Nasenöffnung. Ähnlich verhält sich *Gyps fulvus*. Die Aponeurose 3-Portion entspringt wie bei *Sarcorhamphus* und geht lateral kontinuierlich in die Apon. 2-Portion über. Im dorso-rostralen Ursprungsgebiet gehen Aponeurose 3-Portion und Adductor post. ineinander über, während beide an der Insertion deutlich getrennt sind.

Bei *Anseriformes* (Abb. 11) finden wir eine besondere Differenzierung der zur Aponeurose 1-Portion gehörigen Köpfe. Die Aponeurose 2 ist hingegen nur unvollkommen gegen die Aponeurose 1 abgegrenzt. Die Aponeurose 3-Portion ist sehr kräftig.

Ciconia ciconia L. zeigt ein sehr ähnliches Verhalten, doch ist die Aponeurose 1-Portion einfacher als bei Entenvögeln und auch besser von der starken Aponeurose 2-Portion abzugliedern. Wesentlich stärker ist die Aponeurose 3-Portion entfaltet. (Abb. 10 a bei Barnikol 1952).

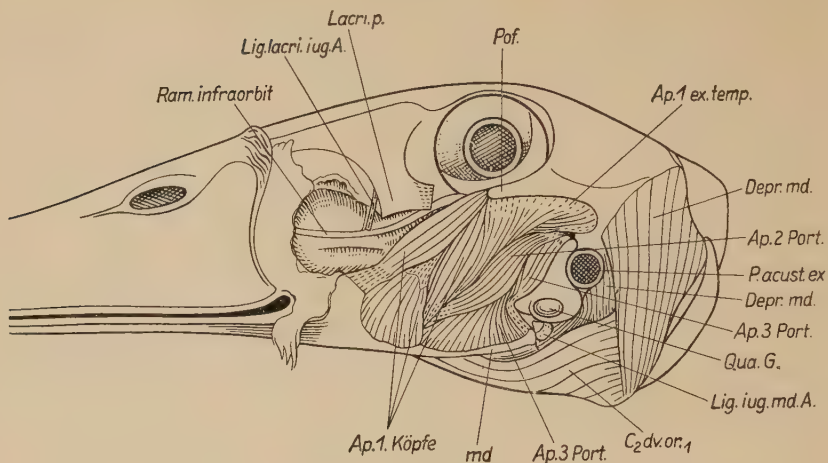


Abb. 11. *Anas platyrrhinos dom. L.* Übersicht über den *M. adductor externus*, Ansicht von links

IV. Schlußfolgerungen zum *M. adductor mandibulae externus*

Ziehen wir aus den Befunden die Schlußfolgerungen, so ergibt sich etwa folgendes Bild. Am *M. adductor mandibulae externus* lassen sich auf Grund des Verhaltens der Stammsehnen und der Ursprungsgebiete 3 Portionen unterscheiden. Diese Gliederung stimmt mit den Befunden am Nervensystem überein (Barnikol 1953).

Die einzelnen Portionen sind nicht scharf getrennt. Wie Hofer betont, kommt nie eine scharfe Gliederung wie im Internusgebiet vor. Im einzelnen besteht eine enorme Formmannigfaltigkeit. So kann:

- a) eine *Add. externus* Portion zugunsten einer anderen Portion oder zugunsten einer Internusportion reduziert sein. Beispiel: Reduktion der Aponeurose 1-Portion und Entfaltung des Pseudotemporalis superficialis bei *Tyto* und *Scolopax*. Reduktion der Aponeurose 3 Portion bei *Turacus* und *Gymnoschizorhis*. Die Funktion eines reduzierten Muskelteiles kann von einer anderen Portion übernommen werden, wie diese auch den Platz übernehmen kann. In solchen Fällen verhält sich, wie bekannt, das Nervensystem stets sehr konservativ und kann als Wegweiser dienen. Bei *Tyto* und *Asio* beispielsweise schließt sich das Rudiment der Aponeurose 1-Portion völlig der Aponeurose 2-Portion an, wird aber auf umständlichem Wege aus

dem Nervus externus superior versorgt und nicht aus dem Nerv. ext. medius, der topographisch günstiger läge. Kommt es zu einem engeren Zusammenschluß zweier Muskelportionen (Apon. 1 und 2-Portion bei Buteo, Accipiter), so besteht auch an den Nerven die Tendenz, sich zu einem gemeinsamen Stamm zusammenzuschließen.

- b) Eine Adductor externus Portion kann in den medialen Muskelkomplex inkorporiert werden (oder in primären Zusammenhang mit diesem verbleiben). Beispiel: bei Falco und Gallus ist die Aponeurose 3-Portion teilweise bzw. völlig in den Adductor post. aufgenommen.
- c) Teile des medialen Komplexes können in den Adductor externus aufgenommen werden (Phasianus colchicus).

Die Aponeurose 1-Portion ist lagemäßig die Grenzportion zum Pseudotemporalis superficialis. Ähnlich verhält sich die Aponeurose 3-Portion zum Adductor posterior-Pseudotemporalis profundus (Faseraustausch, Innervation über Nerv. pterygoideus). Die Aponeurose 2-Portion vermittelt zwischen den beiden anderen Externus-Schichten. Es hängt damit auch von der Entfaltung der Grenzgebiete ab, wie sich die Adductor externus-Portionen im einen verhalten. Die Gliederung des Externus ist also auch von dem Verhalten dieser Nachbarmuskeln her zu verstehen.

Die hier durchgeführte Gliederung sei kurz den älteren Versuchen in Tabellenform gegenüber gestellt.

Gallus		Buteo	
Lakjer Abb. 123/124	Starck Barnikol	Lakjer Abb. 130/131	Starck Barnikol
III rostr.	Apon. 1 Port.	II (130) II (131 oben)	Apon. 1 Port.
I superfic.	Apon. 2 Port.	II (131 unten)	Apon. 1 Port. u. Apon. 2 Port.
II medialis	Apon. 2 Port.	I superfic	Apon. 2 Port.
III caud.	Apon. 3 Port.	III	Apon. 3 Port.

Den Ergebnissen von Marinelli ist nichts hinzuzufügen. Die Terminologie ist provisorisch. Wir fanden die gleiche Gliederung. Der Vergleich mit den Befunden von Lakjer ist nur unsicher durchführbar, da die Abbildungen schematisiert sind (vgl. Vorbemerkung von Luther p.5). Die Abbildungen Hofers von

Scolopax		Falco peregrinus	Falco tinnunculus
Marinelli Taf. 14	Barnikol	Fiedler Abb. 12	Starck Barnikol
add. 1 u. add. 2	Apon. 2-Port. (+ Apon. 1 Port.)	dorsale Teile des M. add. ex- ternus	Apon 1-Port. Externus tem- poralis
add. 3, 4, 5	Pseudotemp. superfic.	ventrale Teile des M. adductor externus	Apon. 2-Port. laterale mand. Port.
add. 6	Pseudotemp. prof. Add. post.		
orbqu. 1	Protr. quadr.		
orbqu. 2	Protr. pteryg.		

Turdus musicus	Sturnus vulgaris
Fiedler Abb. 11	Barnikol
M. add. externus rostr.	Apon. 1-Port. u. Ext. temp.
M. add. ext. ventr.	Apon. 2-Port. la- terale mand. Port.
M. add. ext. caud.	Apon. 3-Port.

Phalacrocorax		Bubo	Strix
Hofer Abb. 10 c	Barnikol	Hofer Abb. 42	Barnikol
Add. e. p. temp.	Apon. 1-Port. rostr.	A. e. sf.	Apon. 1-Port.
C. nuch.	Apon. 3-Port. lat.	A. e. m.	Apon. 2-Port.
A. e. p. pf.	Apon. 3-Port. med.	Qmd.	Pseudotemp. prof.

Tetrao sind gut mit den Befunden an Gallus und Phasianus vergleichbar. Unsicherheiten ergeben sich aus dem Mangel genauer Angaben über Sehnskelleit und Innervation.

Hofer beschreibt bei Pachyptyla einen relativ kräftigen M. retractor anguli oris als Derivat des Add. externus. Ein entsprechender Befund war an unserm Material nicht zu erheben, doch weisen wir ausdrücklich auf die große Ähnlichkeit dieses

Tetrao	Phasianus
Hofer Abb. 22 a, b, 35 a, b	Starck Barnikol
O. m. p. temp. A. e. p. t.	Apon. 1-Port.
V. B. v. B.	Apon. 2-Port.
a	Add. post
b	Add. post. oder Ext. prof. qua. (Innerv. ?)
S. md.	Apon. 1-Port.

Muskels mit Differenzierungen der Apon. 2-Portion bei Passeres, Trachyphonus und Opisthocomus (Barnikol 1953 a) hin. Allerdings inseriert der fragliche Muskel bei diesen Formen am Unterkiefer. Vereinzelt fanden wir, daß Fasern von der Apon. 1-Port. von der Apon. 2-Portion oder von den M. Pseudotemporales in Beziehung zum Mundwinkel besonders zur Glandula anguli oris treten können.

b) Ursprünge und Ansätze am Os quadratum

I. Allgemeines

Das Quadratum ist für die Kinetik des Vogelschädels von centraler Bedeutung (Marinelli, Hofer), denn es verbindet die äußere und innere Spange und trägt das Kiefergelenk. Auch als Träger von Muskel-Insertionen spielt es eine wesentliche Rolle. Die Gestalt des Quadratoms ist weitgehend von diesen Muskelansätzen abhängig, also funktionell bedingt. Lowe hat den Versuch unternommen, die Quadratform für taxonomische Zwecke zu verwenden. Hofer hat die Berechtigung hierzu in Zweifel gezogen mit dem Hinweis auf die Funktionsabhängigkeit des Knochens. Wenn sich nun herausstellt, daß die Trigeminusmuskulatur selbst gruppenspezifische Merkmale trägt und für systematische Zwecke verwendbar ist (Beecher, Fiedler, Barnikol, Starck), so besteht kein Grund, nicht auch die Form des Quadratoms mit aller Vorsicht für taxonomische Zwecke zu verwenden.

Die Muskeln, welche am Quadrat angeheftet sind, gliedern sich in

- a) eine Gruppe, welche von der lateralen und ventrolateralen Quadratseite entspringt und zum Unterkiefer zieht. Hierher gehört die Apon. 3-Portion (Add. externus profundus) innerv. N. externus, der Adductor posterior, Pseudotemporalis profundus und der Quadratkopf des Pseudotemporalis superficialis. (Innervation aus Nerv. pterygoideus).
- b) die zweite Gruppe umfaßt Muskeln, welche vom Schädel entspringen und an der medialen bzw. mediodorsalen Quadratfläche ansetzen. Diese wohlcharakterisierte Gruppe (Protractor quadrati) wird aus dem Nervus c_1d (sogenannter „V₄“) innerviert (Abb. 12).

Im allgemeinen ist also die Nervenversorgung beider Hauptgruppen scharf getrennt. Muskelverbindungen über den dorsalen Quadratrund hinweg sind sehr selten. Hofer fand sie bei Apteryx, Casuarius und Falco peregrinus. Wir stellten dasselbe bei Opisthocomus fest (Barnikol 1953 a). Hofer vermutet, daß bei Falco und den Ratiten der Protractor überschüssiges Material

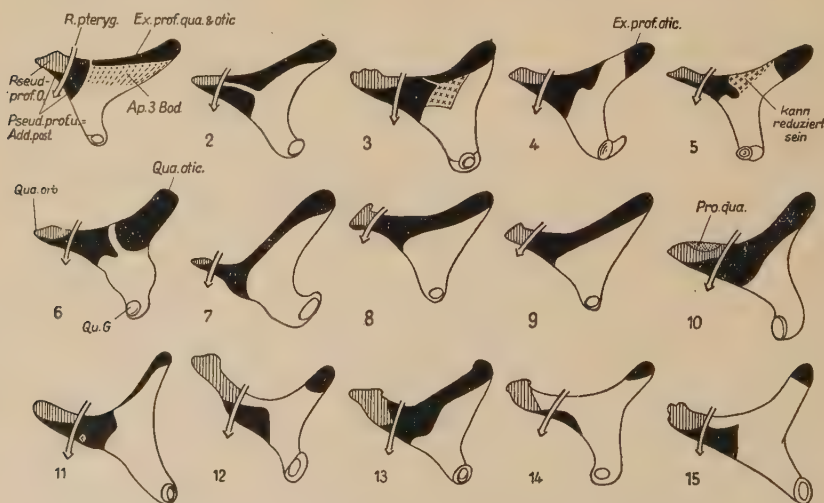


Abb. 12. Schematische Darstellung der Form des Quadrats und einiger Muskelsprungfelder. Ansicht von links. Schraffiert: M. pseudotemporalis profundus „o“ = Anteil des Muskels, der seitlich und vor dem Nerv. pterygoideus verläuft. Schwarz: M. pseudotemporalis profundus „u“, Adductor posterior und Quadraturprung des M. adductor externus profundus. Ap. 3 Bod.: Bodenaponeurose der Aponeurose 3-Portion.

1. Buteo buteo, 2. Accipiter nisus, 3. Otogyps auricularis, 4. Falco tinnunculus, 5. Athene noctua, 6. Asio otus, 7. Tyto alba, 8. Sarcorhamphus papa, 9. Cathartes burrovianus, 10. Columba palumbus, 11. Gallus gallus dom., 12. Trachyphonus cafer., 13. Centropus rufipennis, 14. Gymnoschizorhis personata, 15. Opisthocomus cristatus

ausgebildet hat, daß bei diesen akinetischen oder fast akinetischen Formen nicht durch das Quadratum ausgenutzt wäre. Er betrachtet diese Muskelverbindung einmal als Derivat des Protractors (S. 436), gibt aber später eine Entstehung aus dem M. protractor und dem M. add. post. (S. 437) an. Opisthocomus steht in Hinblick auf die Oberschnabel-Beweglichkeit den Papageien kaum nach. Man kann also die fragliche Muskelverbindung bei dieser Form nicht aus einer Immobilisierung des Quadratum erklären. Andererseits ist der Pseudotemporalis profundus bei Opisthocomus sehr mächtig und differenziert. Der Muskel nutzt jeden verfügbaren Platz am Quadratum durch Bildung sehniger Strukturen aus. Wir müssen daher den Verbindungsmuskel bei Opisthocomus als Derivat des medialen Komplexes (Pseudotemp. prof.-Add. post.) auffassen. Die Abstammung des Muskels vom Protractor ist auch deshalb unwahrscheinlich, weil sich der Protractor in dem fraglichen Bezirk gar nicht bis an den dorsalen Quadratrund erstreckt. Den Befund von Hofer an Falco konnten wir an unseren Accipitres nicht bestätigen. Haliaetus (Abb. 25) zeigt ein Bild, das einen ähnlichen Zustand vortäuschen könnte. Der Add. post.-Pseudotemporalis profundus wie der Protractor quadrati wölben sich stark über den dorsalen Quadratrund vor, so daß beide Muskelteile hier nur durch ein sehniges Septum (Abb. 25) geschieden sind. Dies Septum heftet sich am Quadratrund an.

Ob das Übergreifen des medialen Komplexes auf den Schädel stets als progressive Bildung zu bewerten ist oder Derivat eines einheitlichen Blastems (Edgeworth) ist, wird nur die embryologische Untersuchung klären können. Wir verweisen auf das analoge Verhalten des Pseudotemporalis superficialis, der im allgemeinen vom Pleurophenoid entspringt, aber auf das Quadratum übergreifen kann.

II. Medialer Komplex (*Adductor posterior-Pseudotemporalis profundus*)

Als Kriterium für die Gliederung der Trigemini-muskulatur wird seit L u t h e r gewöhnlich die Lage zum Nervus maxillomandibularis ($V^2/3$) herangezogen. Der M. adductor externus liegt lateral des $V^2/3$, der „Internus“ medial. Der Pseudotemporalis superficialis wird zum Internus gerechnet. Der Adductor posterior wird durch die Lage kaudal vom V_3 gekennzeichnet.

Bei Vögeln ist der Verlauf des Nerv. mandibularis keine zuverlässige Grenze zwischen medialem Komplex und Adductor externus (Aponeurose 3-Portion). Ganz unsicher ist die Abgrenzung des Adductor posterior nach dem Nervenverlauf. Befriedigende Resultate ergeben sich auch hier, wenn man Ursprung, Ansatz und feineres Innervationsverhalten berücksichtigt. Wir gliedern die vom Quadratum zum Unterkiefer ziehenden Muskelportionen in der Reihe von hinten nach vorn folgendermaßen:

Ursprung

1. M. adductor externus profundus Proc. oticus quad.,
 (Aponeur. 3-Portion),
2. M. adductor posterior,
3. M. pseudotemporalis superfic. Corpus quadrati,
 (Quadratkopf),
4. M. pseudotemporalis profundus. Proc. orbitalis quadrati

Die Gliederung der Aponeurose 3-Portion in einen Anteil der vom Corpus quadrati, und einen Teil, der vom Proc. oticus entspringt, war im vorigen Kapitel erörtert worden:

Aponeur. 3-Portion

- a) Ext. prof. oticus,
- b) Ext. prof. quadrati,
- c) Apon. $\frac{2}{3}$ Schicht.

Der Adductor posterior ist stets gut gegen den Pseudotemporalis superfic. abgegrenzt, steht aber meist in enger Verbindung mit dem Pseudotemporalis profundus. Der Nerv für den Adductor post. entstammt im allgemeinen dem N. pterygoideus. Dadurch ist die nähere genetische Beziehung des Adductor post. zum „Internus“ gut begründet (Starck). Sehr oft finden sich Übergänge vom Adductor post. zum Externus profundus quadrati (gegen Lakjer). Die Grenze ist oft nur durch die Innervation gegeben.

Adductor posterior und Pseudotemporalis profundus bilden einen einheitlichen Komplex von geringer Selbständigkeit der Komponenten. Wir gliedern in folgender Weise. M. adductor posterior ist der Anteil, der rostral an die durch ihre Innervation gekennzeichnete Apon. 3-Portion anschließt. Er greift weit auf die Mandibula, gegebenenfalls auf deren Außenseite über. Der ganze Komplex wird nun von außen nach innen vom Nervus

pterygoideus durchbohrt. Lakjer rechnet alles, was caudomedial vom Nerven liegt, zum Adductor posterior. Diese Gliederung ist unbefriedigend. Die Innervation führt hier zu keiner Klärung, da der ganze mediale Komplex innervatorisch eine Einheit ist (Barnikol 1953 b). Andererseits machen die topographischen und funktionellen Beziehungen eine Aufgliederung nötig. Wir bezeichnen also als Adductor posterior den Muskelteil, der vom Corpus quadrati entspringt und durch seine Insertion und Lage gekennzeichnet ist. Die kaudomedial vom Nerv. pterygoideus liegenden Anteile können sich einmal selbständig gegenüber den weiter kaudal gelegenen Partien (Adductor post.) verhalten, sie können andererseits so eng dem Pseudotemporalis profundus zugeordnet sein, daß wir uns entschließen, sie letzterem Muskel zuzurechnen. Am M. pseudotemporalis profundus würden dann durch den Verlauf des Nerv. pterygoideus zwei Teile unterschieden:

- a) Der M. pseudotemporalis profundus o liegt oberflächlich und vor dem Nerv. pterygoideus. Er entspringt vom Proc. orbitalis quadrati. Seine Fasern können den N. pterygoideus lateral überkreuzen, können aber auch vor dem N. pterygoideus verlaufen (Abb. 13).
- b) Der M. pseudotemporalis profundus u liegt caudal bzw. medial vom Nervus pterygoideus und entspringt vom Proc. orbitalis und Corpus quadrati. Er hängt oft kontinuierlich mit dem Adductor post. zusammen.

Der Pseudotemporalis prof. o liegt rostral vor u und entspringt vor allem weiter dorsal. Am Proc. orbitalis kann ein besonderer Kamm für o entwickelt sein. Der Pseudotemporalis o kann mit dem Pseudotemporalis superficialis (s. S. 44) in Verbindung stehen.

Die Innervation des ganzen Komplexes ist weitgehend einheitlich und ermöglicht keine sichere genetische Aufgliederung (vgl. hierzu Barnikol 1953 b). Wenn wir die Differenzierung des M. pseudotemporalis profundus auf Grund der Lagebeziehungen zum Nerv. pterygoideus vornehmen, so ist diese Aufgliederung rein deskriptiv gedacht. Über eine morphologisch tiefer begründete Gliederung ist damit nichts praejudiziert (daher führen wir aus reinen Zweckmäßigkeitsgründen die indifferenten Chiffren o und u ein). In ihrer Massenentfaltung können beide Teile sich vikariierend verhalten. Auch die Abgrenzung des Adductor

post. gegen u ist mehr weniger willkürlich. Gegenüber Lakjer muß aber herausgestellt werden, daß sein Adductor posterior morphologisch nichts Einheitliches ist. Er kann enthalten a) tiefe Externusteile (Aponeurose 3-Portion) durch die Innervation gekennzeichnet. b) Den Pseudotemporalis profundus u oder Teile von diesem (gekennzeichnet durch Lage und Insertionsverhältnisse, Topographie zum N. pterygoideus).

Andererseits rechnet Lakjer in Fällen, in denen Muskel „u“ kräftig entwickelt ist, diesen zum Pseudotemporalis prof., während im übrigen Lakjers Pseudotemporalis profundus meist nur unserm Muskel „o“ entspricht.

III. Einzelbefunde am medialen Muskelkomplex (Adductor posterior-Pseudotemporalis profundus).

Buteo buteo: Nach Abtragung der oberflächlichen Muskelschichten erscheint der Adductor post. (Abb. 13e). Er entspringt hinter dem N. pterygoideus an der seitlichen Quadratfläche. Der kaudale Teil des Muskels wölbt sich nach lateral vor. Gegen den M. add. externus profundus ist eine scharfe Abgrenzung möglich. Die vorderen Züge des Muskels entspringen etwas weiter ventral wie die kaudalen, werden also teilweise von der kaudalen Partie überkreuzt. Die Insertion erfolgt fleischig am medialen, dorsalen und lateralen Teil des Supraangulare und greift auf das benachbarte Articulare über. Die auf die Außenseite des Unterkiefers herumgreifenden Fasern entstammen dem kaudalen Teil (Abb. 13 b, c, e). Hier besitzt der Muskel eine tiefe Aponeurose, die gelegentlich von außen sichtbar sein kann (Abb. 13 e). Gegen den Pseudotemporalis profundus besteht keine Grenze. Wir können in diesem Fall die Abgrenzung nach dem Verlauf des N. pterygoideus vornehmen. Doch läßt dieses Kriterium im Stich, wenn wir in die Tiefe gehen, da der Nerv schräg nach rostral und medial den Muskel durchbohrt. Das feinere Nervenverhalten ergibt Folgendes. Die Nerven für den Adductor post. und für den Pseudotemporalis profundus sind getrennt soweit es sich um die Innervation der typisch gelagerten Muskelteile handelt. In dem fraglichen Übergangsgebiet, also medial und rostral vom Adductor posterior i. e. S. aber hinter dem N. pterygoideus, erfolgt nun die Innervation aus den Ästen des typischen Pseudotemporalis profundus. Wir rechnen deshalb die Portion zum Pseudotemp. profundus „u“.

Der M. pseudotemporalis „o“ entspringt am Oberrand des Proc. orbitalis quadrati vor dem Nervus pteryg. Der Muskel „u“ schließt sich, wie besprochen hinter dem Nerven an. Er entspringt von der Wurzel des Orbitalfortsatzes und verläuft stärker nach lateral geneigt. Die Insertion erfolgt fleischig im Gebiet der Unterkiefer-Fontanelle an der Innenseite. Die hintere seitliche Begrenzung des Ansatzfeldes (Abb. 13f) wird durch die Sehne des Pseudotemp. superfic. gegeben.

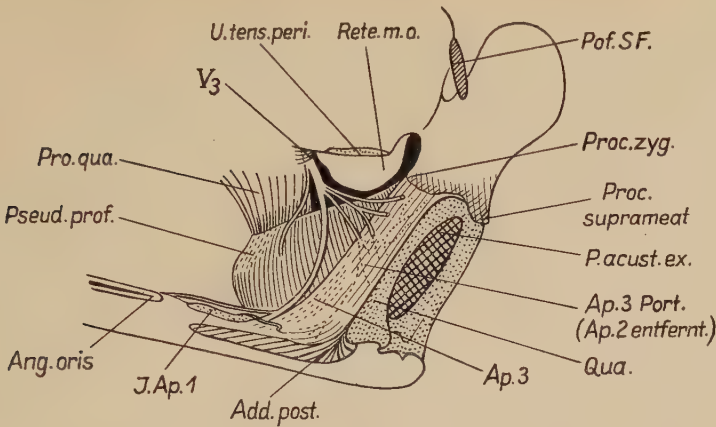


Abb. 13 a

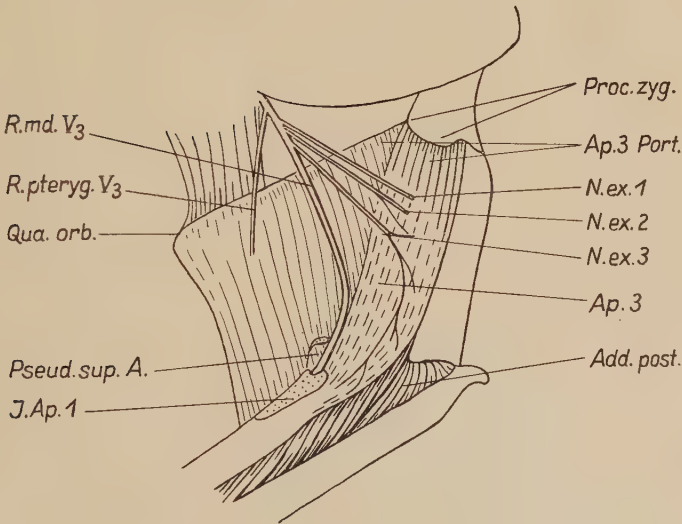


Abb. 13 b

Accipiter gentilis zeigt folgende Besonderheiten: Der Adductor post. steht in Verbindung mit der Aponeurose 3-Portion (Abb. 14). Fasern ziehen von der ventralen Fläche der Aponeurose 3 nach medial und hinten zum Adductor post. Der Pseudotemporalis profundus verhält sich zum Adductor post. wie bei *Buteo*. Der Ansatz des Komplexes erstreckt sich bis an den vorderen Rand des Kiefergelenkes und greift noch auf die laterale Kante des Proc. angularis internus. Die hier inserierenden Fasern stammen größtenteils der Ventralfläche des Processus orbitalis. Die hintersten und untersten Anteile aber kommen

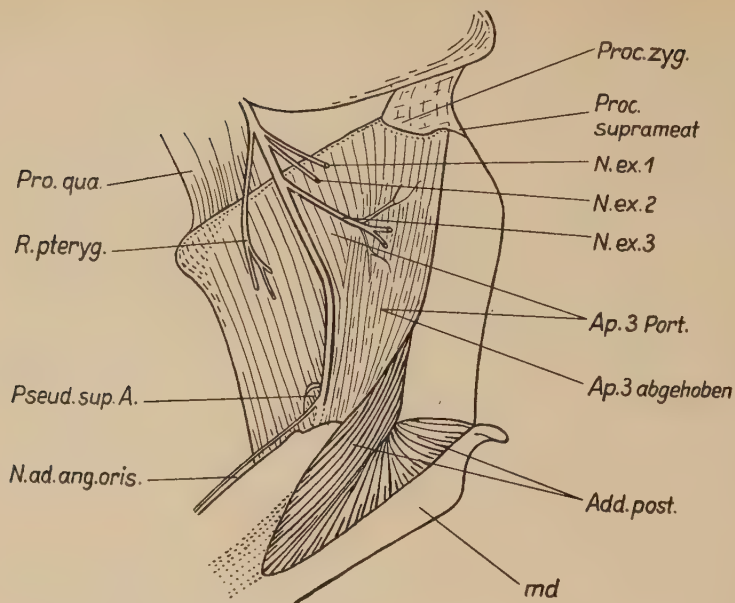


Abb. 13 c

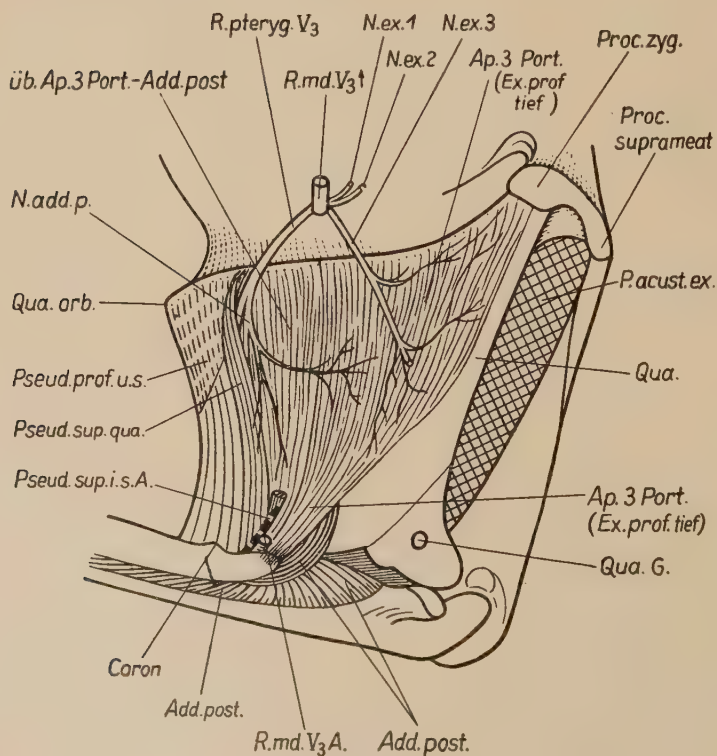


Abb. 13 d

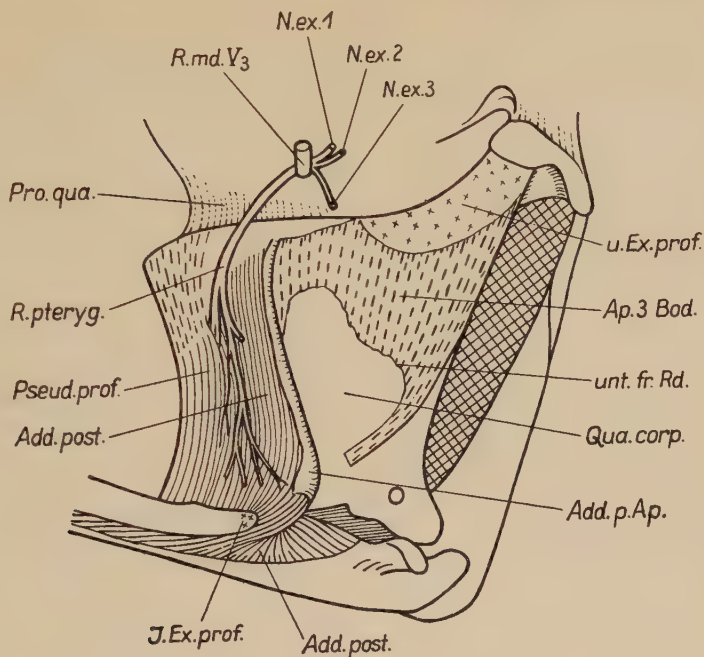


Abb. 13 e

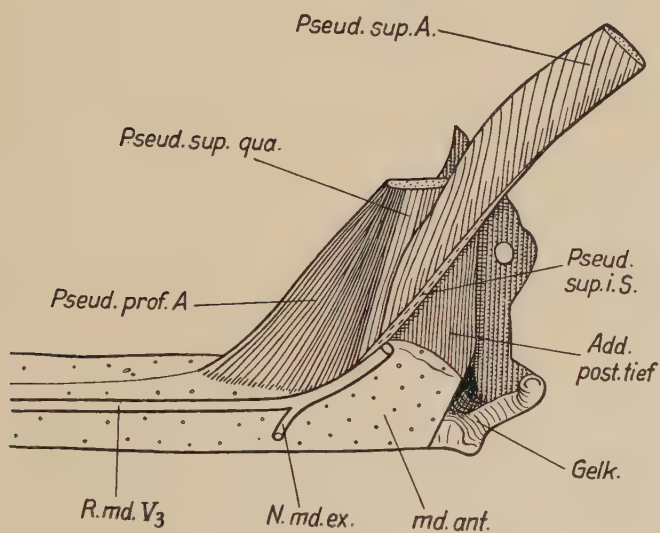


Abb. 13 f

Abb. 13. *Buteo buteo* L. Ansicht von links. a) *M. pseudotemporalis superficialis* reseziert, b) Muskulatur der Apon. 3-Portion entfernt, c) Aponeurose 3 abgehoben, d) *M. pseudotemporalis superficialis* Quadratumkopf, setzt an Insertionssehne des *Pseudotemp. superfic. an.*, e) Quadratumkopf und Aponeurose 3 -Portion entfernt. Aponeurose 3 erhalten, f) Ansätze an der Mandibula. Ansicht von links außen, laterale Lamelle des Unterkiefers reseziert

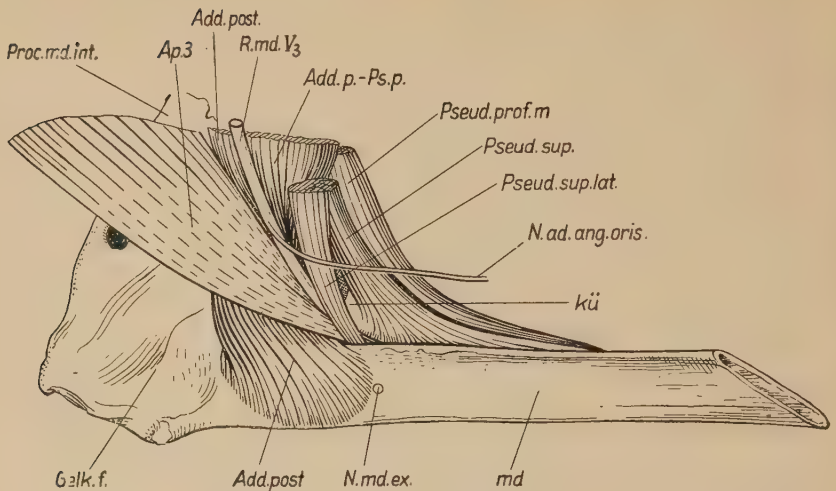


Abb. 14. *Accipiter gentilis* L. Ansicht von rechts. Muskelansätze am Unterkiefer. Beachte die doppelte Insertion des *M. pseudotemporalis superficialis*

eindeutig vom Pterygoid (!). Der Muskel o verhält sich wie bei *Buteo*, ist aber kräftiger.

Bei *Accipiter nisus* liegt der Adductor posterior hauptsächlich medial des Nerv. mandibularis. Der Ansatz an der Außenseite des Unterkiefers ist unbedeutend und wird vom Adductor extern. profundus verdeckt. Adduct. post. und Apon. 3-Port. stehen in Faseraustausch. Trotzdem bleiben die Ursprungsflächen gut gegeneinander abgrenzbar (Abb. 12). Zum Pseudotemp. profundus besteht kontinuierlicher Übergang.

Otogyps auricularis besitzt eine Bodenaponeurose der Aponeurose 3-Portion, die mit der Ursprungssehne des Adductor post. zusammenhängt. Eine ähnliche Bodenaponeurose kommt bei *Buteo* vor (Abb. 13 e). Sie ist hier mit ihrem dorsalen Rand am Quadratum fixiert und hängt vorne nur locker mit der Ursprungssehne des Adductor post. zusammen. Die Abgrenzung der Apon. 3-Port. gegen den Adductor post. ist bei *Otogyps* auf Grund des feineren Nervenverhaltens möglich. Der Adductor post. besitzt weiterhin Faserverbindungen zum Pseudotemporalis profundus und zum *M. pterygoideus dorsalis ethmoidalis* (Abb. 6, 15). Die Sehne dieses Muskels setzt zwischen Adductor post. und Pseudotemp. prof. am Unterkiefer an und trennt hier beide Muskeln. Faserbündel von der Sehne des *M. pterygoid. dors. ethmoidalis* treten hier in den Adductor post. über. Muskel „u“ läßt eine laterale und eine mediale Portion unterscheiden. In Abb. 15 ist die laterale Portion vom Quadratkopf des Pseudotemporalis superfic. verdeckt. Die mediale Portion (Abb. 16) entspringt medial und ventral vom Quadratum und inseriert ventral vom Ansatz der lateralen Portion.

Bei *Falco tinnunculus* (Abb. 17) ist der Quadratteil der Aponeur. 3-Port. mit dem Adductor posterior vereinigt und deutlich von der oticalen Portion (Abb. 12, 4) getrennt. Der Adductor post. greift nicht

auf die Außenseite des Unterkiefers über. Er inseriert dicht vor dem Kiefergelenk wie bei *Otogyph*. Nach medial hin steht er mit einem Muskel in Verbindung, der dem *M. pterygoideus dorsalis ethmoidalis* (Abb. 18) entspricht. Der *N. pterygoideus* durchbohrt diesen Muskel, während er bei *Otogyph* vor ihm verläuft. Muskel „u“ schließt sich eng an den *Adduct. post. an.* (Abb. 12—4). Muskel „o“ ist kräftig und hat einen eigenen Ursprungskamm dorsal am *Proc. orbitalis quadrati*. Der *Adductor posterior* entspringt bei *Athene noctua* wie bei *Falco* weit

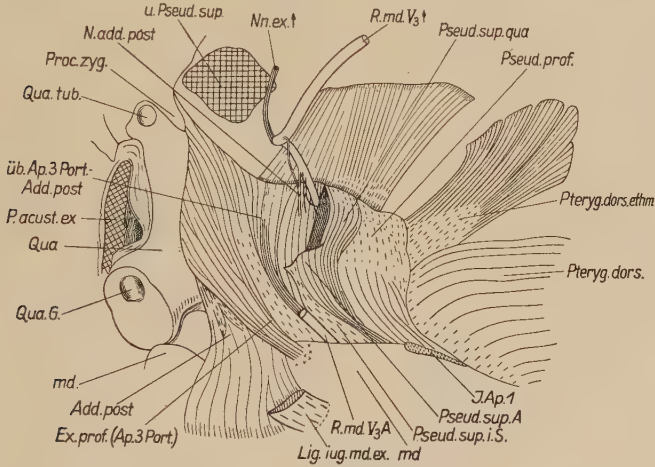


Abb. 15. *Otogyph auricularis*, Daud. Ansicht von rechts. Vgl. mit Abb. 16 Aponeurose 1, 2 entfernt, Nerv. mandibularis durchschnitten und sein dorsaler Ast hochgeklappt. Darstellung der Aponeurose 3-Portion und des medialen Komplexes. *M. pterygoideus dorsalis ethmoidalis* und *Quadratum*-Ursprung des *M. pseudotemporalis superficialis*

kaudal, erreicht aber nicht den dorsalen Quadratrund (Abb. 19 *Qua. orb.*) Der Quadrattteil der *Apon. 3-Port.* ist völlig dem *Adductor post.* angegliedert und gegen den otikalen Teil getrennt (Abb. 12, 5). Nach vorn geht der *Add. post.* in den Muskel „u“ über. Der ganze mediale Komplex steht mit dem *Pterygoideus dorsalis* (Abb. 19) in Verbindung. Er hat einen Ursprung vom *Pterygoid*.

Asio otus: Der *Adductor posterior* ist nicht mit der Aponeurose 3-Port. vereinigt. Es besteht nur schwache Faserverbindung. Hingegen hängen Quadrattteil und otikale Portion des *Externus profundus* enger zusammen (Abb. 12, 6). Muskel „o“ ist kräftig (Abb. 26). Er verdeckt völlig den *Pseudotemp. profundus u.*

Bei *Tyto alba* besteht ein einheitlicher Komplex, der vom *Externus profundus* zum *Pseudotemporalis profundus* überleitet (Abb. 12, 7). Der *Adductor profundus* ist also nicht selbständig, sondern bildet nur ein Zwischenglied dieser Kette. Gleichzeitig besitzt diese Übergangsschicht Verbindung zum Homologen des *M. pterygoideus dorsalis ethmoidalis* (Abb. 20 *Pteryg. dors.* oberer Verweisungsstrich). Der *Pseudotemporalis profundus* ist schwach (Abb. 20). Seine Insertion erfolgt

tief am Unterkiefer, reicht aber nicht über den Aditus des Canalis primordialis hinaus.

Bei *Sarcorhamphus papa* (Abb. 10) entspringt der Adductor post. nur lateral ventral vom Proc. orbitalis quadrati, unter dem Adduct. externus prof., mit dem er Fasern austauscht. Der Adduct. posterior inseriert am dorsalen Unterkieferrand ganz kaudal. Der durch die Ver-

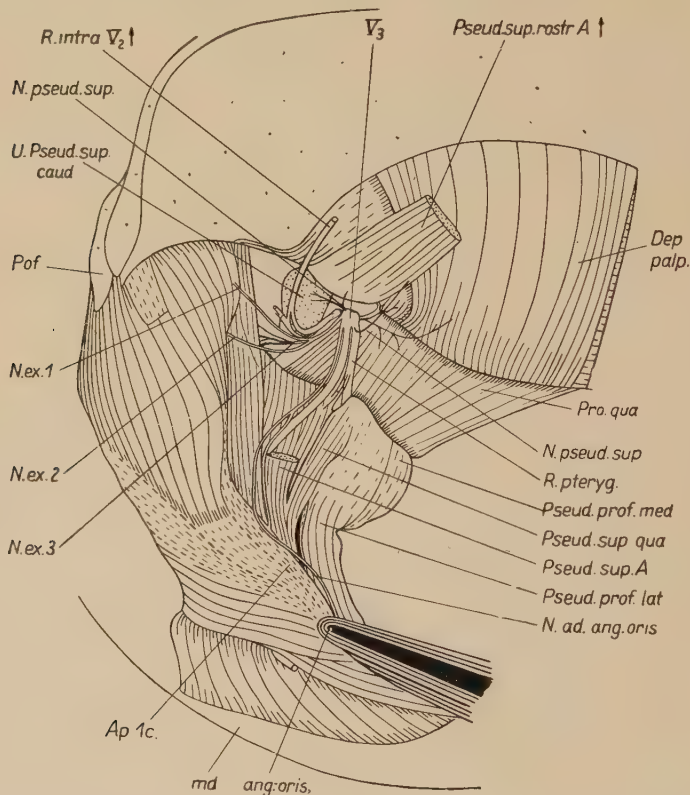


Abb. 16. Otogypus auricularis Daud. von rechts. vgl. mit Abb. 30. Pseudotemporalis superficialis teilweise reseziert. Der aus der inneren Schläfengrube entspringende Anteil ist quer durchschnitten; der rostrale Teil mit der Ursprungssehne hochgeklappt

schmelzung entstandene Komplex Adduct. post./Extern. prof. geht nach vorn kontinuierlich in den Pseudotemporalis profundus über. Dieser steht wieder mit einem starken Quadratkopf (Abb. 10) des Pseudotemp. superfic. in Verbindung. Die Spitze des Proc. orbitalis quadrati besitzt einen sehr kräftigen Kamm (Abb. 12, 8), an dem die Bulbus-aponeurose des Pseudotemporalis „o“ angreift.

Cathartes burrovianus verhält sich ähnlich wie *Sarcorhamphus*. Auch bei dieser Form finden wir wieder einen dorsalen Quadratteil der Aponeurose 3-Portion, deren Ursprung nach ventral mit dem Adductor

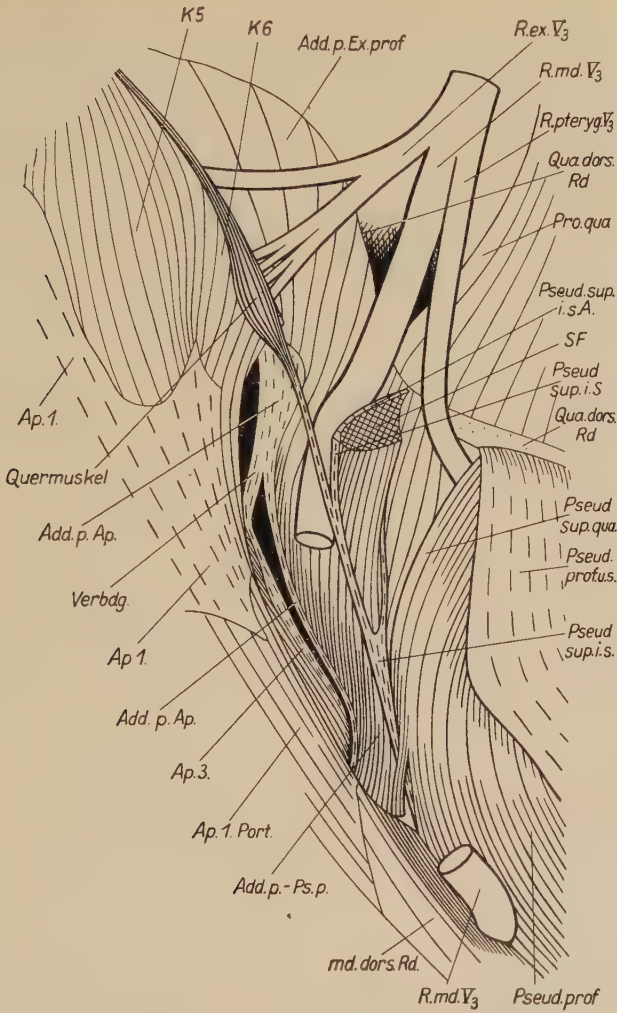


Abb. 17. *Falco tinnunculus* L. Ansicht von rechts. Beachte die Verbindung der Insertionssehne des M. pseudotemporalis superficialis mit dem M. adductor externus (K 6) durch den „Quermuskel“ (individuelle Variante)

post. zusammenhängt. Nach vorn geht der Muskel in den Pseudotemp. prof. „u“ über (Abb. 12, 9). Der kräftige Muskel „o“ steht mit dem Pseudotemp. superfic. in ähnlicher Verbindung wie bei der vorigen Art.

IV. *Musc. protractor quadrati*

Der protractor quadrati entspringt vom Pleurospheonoid, setzt am Quadratum an und wird ausschließlich über den Nerv. c 1 d innerviert. Die Unterteilung in Protract. quadrati und pterygoidei

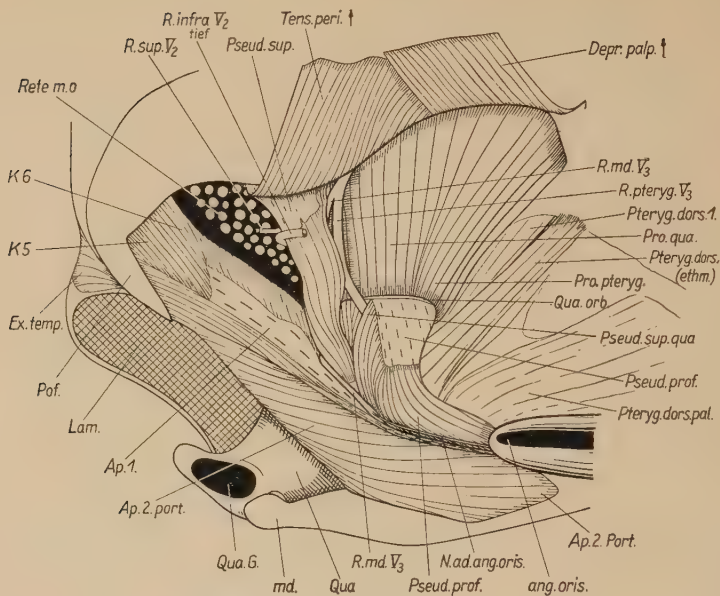


Abb. 18. *Falco tinnunculus* L. Ansicht von rechts. Tensor periorbitae und Depressor palpebrae hochgeklappt. Darstellung des Protractor quadrati und der beiden mm. pseudotemporales. Quadratum-Ursprung des M. pseudotemporalis superficialis.

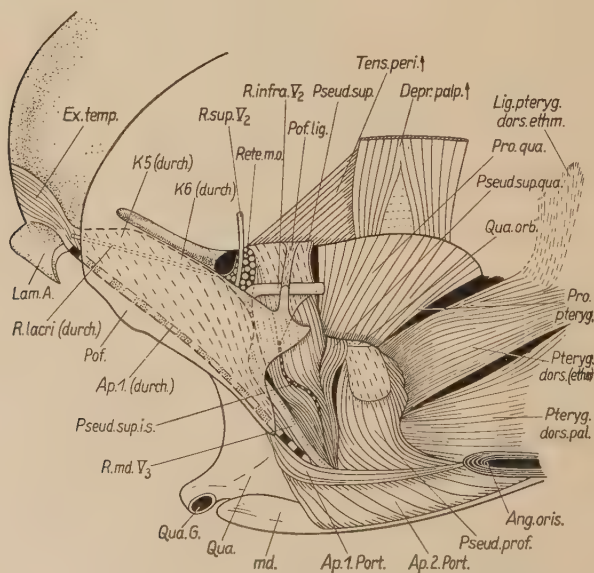


Abb. 19. *Athene noctua* Scopoli. Ansicht von rechts. Der Proc. postorbitalis reicht fast bis ans Kiefergelenk und verdeckt die Aponeurose 1 (durchscheinend dargestellt). Lamelle reseziert

kann mehr oder weniger deutlich sein. Hofer mißt dieser Differenzierung keinen besonderen Wert bei und verweist auf die Accipitres. Buteo besitzt nach Hofer nur einen Protractor quadrati, Falco peregrinus hingegen einen einheitlichen Protractor, der am Pterygoid und Quadratum ansetzt.

Die Verhältnisse bei den von uns untersuchten Accipitres und Striges sind recht eigenartig und ergaben für jede Art eine

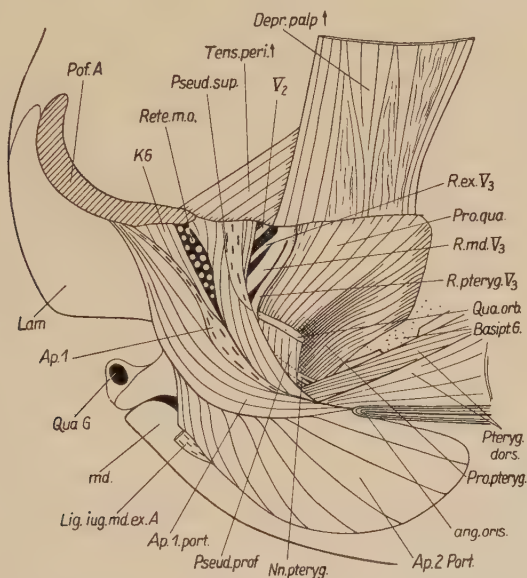


Abb. 20. *Tyto alba* Scopoli. Ansicht von rechts. Proc. postorbitalis reseziert. Der kräftige M. pseudotemporalis superficialis reicht bis zum Mundwinkel und verläuft quer über den M. pseudotemporalis profundus hinweg

charakteristische Form des Ansatzes am Pterygoid und an dessen Gelenk mit dem Quadratum, so daß sich eine Formenreihe aufzeigen ließ (Abb. 21 a—f), die von Falco, Athene über Buteo zu Astur, Accipiter und schließlich zu Otogyps führt, bei welcher Form der Protractor pterygoidei völlig reduziert ist. Der Ansatz am Pterygoid umfaßt bei allen Formen außer Otogyps mindestens den dorsalen Fortsatz des Pterygoidkopfes am Quadratende. Kontraktion dieses Muskels muß das Pterygoid senken, während gleichzeitig der Protractor quadrati stets den Proc. orbitalis zwangsläufig hebt.

Ist das Quadratum fixiert, so muß diese Bewegung gesperrt sein. Nun ist es von Interesse, daß bei jenen Formen, die keinen

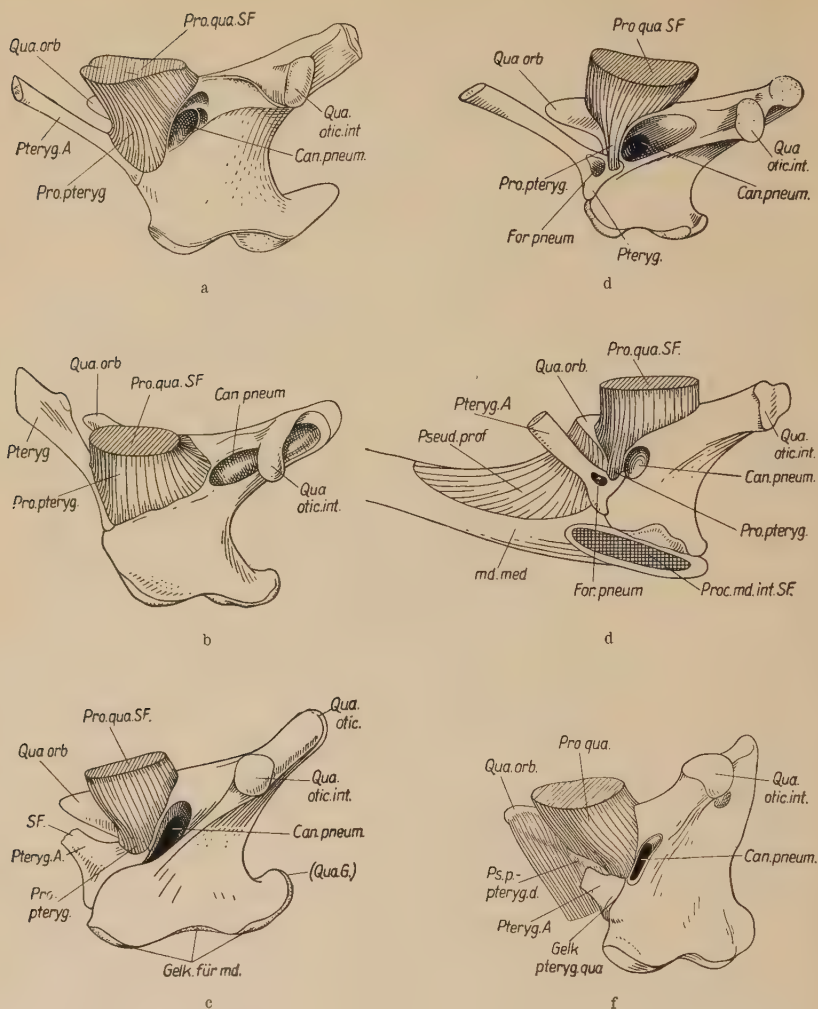


Abb. 21. Rechtes Os quadratum und Quadratteil des Pterygoids in der Ansicht von medial. in Abb. 21 e Mandibula mit dargestellt. Ansatz des M. protractor quadrati und Übergreifen desselben aufs Pterygoid (M. protractor pterygoidei), a) Falco tinnunculus, b) Athene noctua, c) Buteo buteo, d) Accipiter gentilis, e) Accipiter nisus, f) Otogyps auricularis

oder nur einen schwachen Pterygoidansatz des Protractor besitzen, gerade der Pterygoideus dorsalis ethmoidalis voll entfaltet ist (Otogyps, Abb. 6). Bei den übrigen Accipitres und Striges kommt ein Homologon dieses Muskels vor, das in einem vikariierenden Verhältnis zur Pterygoidportion des Protractor steht. Der Pteryg. dorsalis ethmoidalis senkt ebenfalls das rostrale

Pterygoidende. Seine relativ gute Ausbildung bei *Accipitres* und *Striges* steht wahrscheinlich in direkter Beziehung zu der unvollkommenen Ausbildung eines Protractor pterygoidei.

V. Einzelbefunde am *M. protractor quadrati*

Buteo buteo (Abb. 22). Ursprung an der ventralen Fläche des Pleuro-sphenoids bis an den Ursprung des Depressor palp. heran und ventral der Foramina II, III, VI. Die Fasern konvergieren stark zum Ansatz, überkreuzen vorher den Proc. orbitalis quadrati. Insertion s. Abb. 21 c.

Accipiter gentilis wie *Buteo*, nur reicht der Ursprung weniger weit kaudal. Die am hinteren Gelenkkopf des Pterygoid inserierende Portion (Abb. 21 d) springt kammartig vor und ist deutlich durch einen Spalt von der Quadratportion getrennt.

Accipiter nisus: Das Ursprungsgebiet reicht weiter nach hinten und lateral als bei den beiden vorgenannten Formen. Der Muskel reicht bis ans Foramen prooticum (V 3). Die rostrale Partie ist also noch schwächer, der Ansatz am Pterygoid recht schmal (Abb. 21 e).

Otogyps auricularis: Ursprung bis ans Foramen V 3. Der kaudale Muskelteil dominiert, Insertion am Pterygoid ganz unbedeutend (Abb. 21 f).

Falco tinnunculus: Ursprung breit flach, reicht über das Foramen II hinaus. Rostrale Portion kräftig mit deutlichen Pterygoidanteil (Abb. 21 a). Der laterokaudale Protractor teil inseriert zwischen der Wurzel des Proc. orbitalis und dem For. pneumaticum.

Athene noctua: Der Protractor ist kräftig und besitzt eine relativ deutlich abgegliederte Pterygoidportion. Befund sehr ähnlich wie bei *Falco*, Insertionsfläche am Quadrat aber kaudal vergrößert. Das Foram. pneumaticum liegt weit hinten.

Tyto alba: Der Proc. orbitalis quadrati ist reduziert. Der Protractor pterygoidei übertrifft den Protractor quadrati (!) massenmäßig (Abb. 12, 7).

Asio otus: Proc. orbitalis zwar ähnlich gut entwickelt wie bei *Athene*, aber nicht vom Protractor besetzt. Muskelverhalten daher ähnlich *Tyto* (vgl. Abb. 12, 6—7).

Sarcorhamphus papa: Protractor ist kräftig mit gut ausgebildetem rostralen und kaudalen Teil. Deutlicher Pterygoidanteil.

Carthartes burrovianus: Ursprung des rostralen Protractor teiles erreicht am Septum interorb. des Foramen II. Nach hinten erstreckt sich Ursprung über V 1 hinaus. Abgegliederte Pterygoidportion vorhanden.

VI. *M. tensor periorbitae* und *M. depressor palpebrae*

Mit dem Protractor quadrati gehört die dorsale Gruppe (*M. tensor periorbitae* und *M. depressor palpebrae*) zu den Derivaten des Constrictor 1 dorsalis. Da die Befunde an unserem Material im wesentlichen typusgemäß sind, sei nur kurz berichtet.

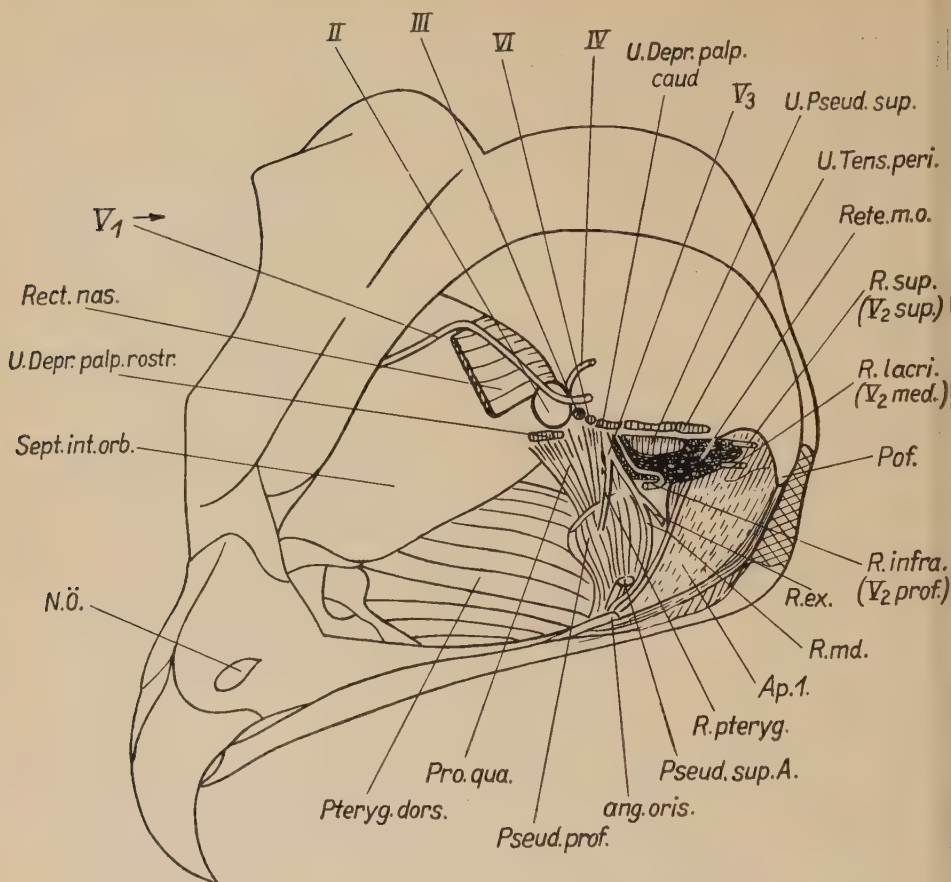


Abb. 22. *Buteo buteo* L. Ansicht von links oben. Periorbita und M. depressor palpebrae entfernt. M. pseudotemporalis superficialis reseziert

Buteo buteo: (Abb. 22, 23 Barnikol 1953 Abb. 20b.)

Der Tensor periorb. entspringt dicht vor und über dem Pseudotemp. superfic. Ursprung erreicht nach medial das For. VI. Zieht seitlich über Depressor hinweg (Abb. Barnikol 1953 Abb. 20a).

Ursprung des zarten Depressor zweiteilig unter Foramen II und zwischen For. V₁ und V_{2/3}. Beide Köpfe liegen dicht auf Protractor quadrati, vereinigen sich und ziehen zum Unterlid-Knorpel. Ansatz der Sehne strahlt bis in Augenwinkel aus.

Accipiter nisus: Tensor periorbitae relativ kräftig. Ursprung greift nicht über den des Pseudotemp. superfic. hinaus. Nach lateral reicht Ursprungsfeld bis an Wurzel des Postorbitalfortsatzes. Zusätzlich kommen Fasern aus Recessus temporalis internus. Muskel behält geschlossenen Charakter und geht aponeurotisch in Periorbita. Depressor ähnlich wie *Buteo*.

Falco tinnunculus: (Abb. 17.) Tensor periorbitae kräftig, Ursprung über Pseudotemporalis superfic. u. Protractor quadrati. Depressor kräftig entspringt über Ursprungsfeld des M. protractor pterygoidei.

Otologyps auricularis: (Abb. 6, 15.) Tensor breit und kräftig. Ursprung vom Postorbitalfortsatz bis zum Septum interorbitale. Muskel ist kurz, aber dickfleischig. Ansatz ohne Ausstrahlung in Periorbita

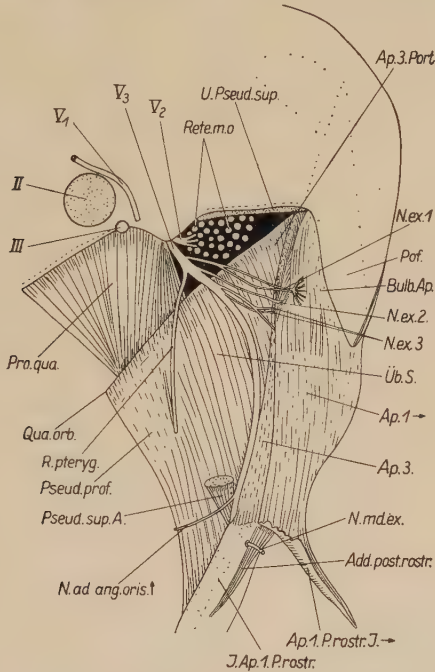


Abb. 23. *Buteo buteo* L. Ansicht von links. M. pseudotemporalis superficialis reseziert. Die Aponeurose 1-Portion ist an ihrer Insertion gelöst und nach lateral gezogen, um die Aponeurose 3 sichtbar zu machen

direkt. Der fleischige Depressor reicht mit dem Ursprung bis unter die tiefe Orbitaldrüse.

Sarcorhamphus papa und *Cathartes burrovianus*: beide Muskeln kräftig, typisch (Abb. 10).

Athene noctua: Tensor verhält sich wie bei *Falco*. Depressor stärker als Tensor, Ursprung über Ursprungsfeld der Protractores quadrati u. pterygoidei, kann zweigeteilt sein (Abb. 19).

Asio otus: Depressor sehr zart, entspringt unter und hinter Foram. II dicht unter Rectus inferior.

Tyto alba: (Abb. 19.) Muskelteil des Tensor nur sehr schwach. Ähnlich verhält sich der Depressor. Bündel des Depressor in 3 Gruppen, kaudales Bündel am stärksten. Dieses verläuft z. T. dorsal über den medialen Höcker des Postorbitalfortsatzes. Das gleiche fand sich bei *Athene* und *Asio*. Bei *Athene* ließ sich deutlich ein Ligament zwischen diesem Höcker und dem Schädel nachweisen (Abb. 19).

c) *Musculus pterygoideus*

Der Pterygoideus entspringt an der medialen und dorsalen Fläche des Palatinums und vom Pterygoid. Er inseriert am Unterkiefer (Proc. mandibularis internus, vor diesem an der medialen Seite). Der Muskel besitzt sehr oft Beziehungen zur Tubenmündung (Lubosch, Starck) und vor allem zum medialen Adductorkomplex. Der Muskel ist oft mehr oder weniger deutlich in einen dorsalen und ventralen Teil gegliedert. Jeder dieser beiden Muskeln kann wieder sehr stark differenziert sein. Die Differenzierung steht in Korrelation zum Typ des Gaumenskelettes. Der *M. pterygoideus ventralis* greift gelegentlich auf die Außenseite des Unterkiefers über. Hier steht der Ansatz in Konkurrenz zum *M. hyomandibularis lateralis*, von dem die Insertion überdeckt werden kann. Der dorsale Pterygoideus hat die Tendenz zur Bildung von drei Längsportionen. Die mediale kann als *M. pterygoideus dorsalis ethmoidalis* sich weit auf dem Septum interorbitale nach vorne schieben.

Diese Portion („*M. ethmomaxillaris*“ von Giebel, Nitzsch) entspringt bei *Gyps fulvus* und *Otogyps auricularis* (Abb. 6) vom Septum interorbitale und Pterygoid und verläuft hinter dem Nervus pterygoideus. Insertion mit kräftiger Sehne zwischen Adductor post. (medialer Teil) und Pseudotemp. profundus u.

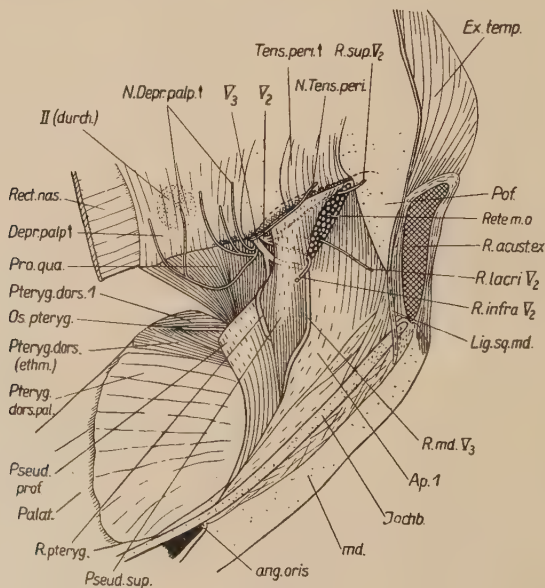


Abb. 24. *Buteo buteo* L. Ansicht von links. Das Rete mirabile ophthalmicum ist quer durchschnitten. Die freien Ränder der Nervi V_2 (Ram. sup. et med.) sind aus dem Rete herauspräpariert.

Buteo buteo: (Abb. 24.) besitzt die drei dorsalen Portionen. Hauptteil ist der vom Palatinum entspringende Teil. Der M. pteryg. dorsalis ethmoidalis (Abb. 24) entspringt fleischig und sehnig in der Gegend des Gelenkes zwischen Pterygoid und Interorbitalseptum und davor. Er steigt nicht am Septum auf. Der Pterygoideus dorsalis 1 (Lakjer) liegt kaudal von ihm.

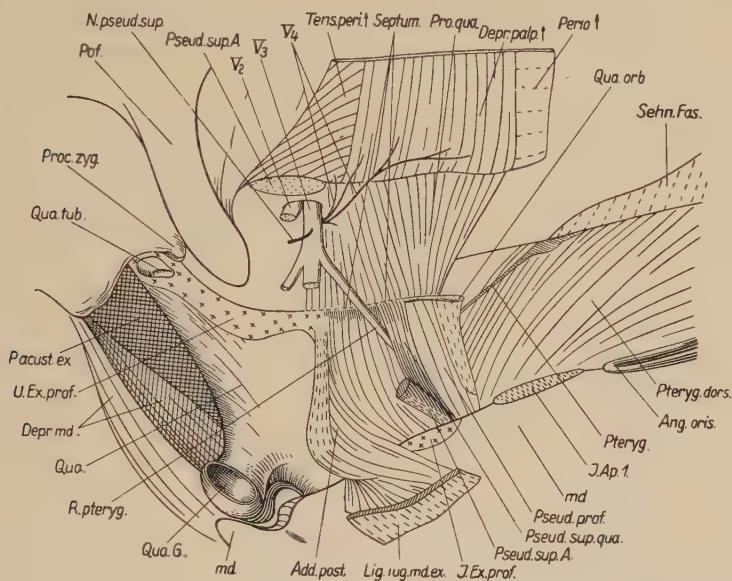


Abb. 25. *Haliaetus albicilla* L. Ansicht von rechts. Medialer Komplex. M. pseudotemporalis superficialis durchschnitten, dessen Quadratumkopf dargestellt. Septum zwischen M. protractor quadrati und pseudotemp. profundus

Bei *Falco tinnunculus* wölbt sich der pteryg. dors. ethmoidalis etwas über die beiden anderen Köpfe nach dorsal vor (Abb. 18). Der M. pterygoideus dorsalis palatinalis besitzt bei *Haliaetus albicilla* eine sehnige Ausbreitung aufs Septum interorbitale (Abb. 25). Der Pteryg. dorsalis ethmoidalis fehlt., der M. pteryg. dors. 1 war nur schwach.

Athene noctua (Abb. 19) hat einen kräftigen M. pterygoideus dorsalis ethmoidalis. Eine flächenhaft ausgebreitete, aber zarte Aponeurose (Abb. 19) zieht aufs Septum interorbitale. Der Pterygoideus dorsalis 1 ist sehr schwach. Diese Sehne findet sich auch bei *Asio otus* (Abb. 26), vgl. hierzu Hofer *Bubo bubo* Kopf a Abb. 34 pg. 494.

d) *Musculus pseudotemporalis superficialis* (Abb. 27)

I. Allgemeines, Auffassung von Lakjer und Hofer

Lakjer faßt die Adductoren, die medial vom Nerv. $V_{2,3}$ liegen, als Internus zusammen und gliedert diesen Muskel bei Sauro-

psiden in den *M. pterygoideus* und *M. pseudotemporalis*. Letzteren unterteilt Lakjer in den *Pseudotemp. superficialis* und *profundus*. Hofer bringt Einwände gegen eine Homologie des *M. pseudotemporalis profundus* der Vögel und Reptilien vor. Da nach der Auffassung dieses Autors der *M. pseudotemporalis profundus* der Reptilien dem gleichnamigen Muskel der Vögel nicht homolog sein soll, schlägt Hofer für den Muskel bei Vögeln die Bezeichnung „*M. quadratomandibularis*“ vor. Die Ansicht Hofers stützt sich u. a. vor allem auf die Annahme, daß „kein Kopf des *M. pseudotemporalis superficialis* am Quadrat entspringt“. Wir hatten bei der Besprechung des *Pseudotemporalis profundus* bereits mehrfach darauf hingewiesen, daß der Muskel in der Regel mit dem *Adductor posterior* in Verbindung steht und daß Verbindungen zwischen beiden *Pseudotemporales* an unserm Material sogar sehr häufig sind! Hofer erwähnt solche Verbindungen als Ausnahme nur für *Plegadis* und *Threskiornis*. Der von uns nachgewiesene Quadratkopf des *Pseudotemporalis superficialis* ist bei Alt- und Neuweltgeiern sehr ausgeprägt (Abb. 6, 10, 14). Wir fanden zwischen der Ausbildung eines selbständigen Kopfes des *Pseudotemporalis superficialis* mit Ursprung vom Quadrat bis zum Auftreten einer schwachen Verbindungsschicht zwischen der Ansatzsehne des *Pseudotemporalis superfic. und profundus* alle Übergänge (Abb. 24, 25, 26, 27), so daß von einer sehr weiten Verbreitung dieser Verbindung bei den von uns untersuchten Formen gesprochen werden muß. Der Nachweis der Innervation dieses Quadratum-Kopfes gelang bei *Otogyps*, *Sarcorhamphus*, *Cathartes*, *Opisthocomus*, *Turacus* und *Centropus*. Auch die Innervation der Übergangsschicht konnte bei der Mehrzahl der Formen nachgewiesen werden. Bei *Cathartes*, *Sarcorhamphus* und *Opisthocomus* erfolgte die Innervation direkt aus Ästen des *Nerv. pterygoideus*. Bei *Centropus* war der Nerv einem Ast für den *M. pseudotemporalis prof. o* angeschlossen. Bei *Turacus* erfolgte die Innervation über den *Nerv. m. pseudotemporalis superficialis* (!). Es bestehen also innerhalb unseres Materiales sehr häufig enge Beziehungen zwischen den beiden *Mm. pseudotemporales*. Die Innervation verhält sich nicht so einheitlich, wie nach Hofers Angaben zu erwarten. Wir behalten daher die Terminologie von Lakjer bei. Die Verhältnisse bei Reptilien berücksichtigen wir nicht, da neue Untersuchungen not-

wendig sind. Auf Anregung von Hofer ist eine solche Untersuchung in absehbarer Zeit zu erwarten.

Form und Gliederung des *M. pseudotemporalis superficialis* wechseln nach Familien und Gattungen. Der keilförmige Typ des Muskels kommt beispielsweise bei *Buteo* vor, ein breit inserierender Muskel, der bis an den Mundwinkel reicht bei *Gallus*

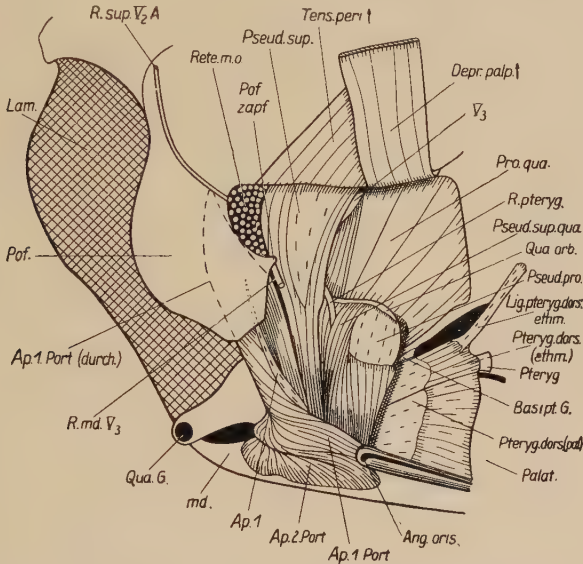


Abb. 26. *Asio otus* L. Ansicht von rechts. Aponeurose 1 ist teilweise vom Proc. postorbitalis verdeckt. Beachte das kräftige Ligamentum pterygoideum dors. ethmoidale

und *Phasianus* (Abb. 28). Auch bei *Accipiter gentilis* (Abb. 27) besitzt der *Pseudotemp. superficialis* neben seiner Insertionssehne eine fleischige Anheftung bis zum Mundwinkel. Bei *Gallus* besteht die Möglichkeit, daß der vordere fleischige Teil des *Pseudotemp. superficialis* weitgehend in die Apon. 2-Portion aufgenommen wurde. Diese Deutung ergibt sich aus der Untersuchung der Schichtung der lateralen Unterkieferportion (der Apon. 2-Portion). Bei *Phasianus* liegen die Verhältnisse ähnlich, denn auch diese Art besitzt die Verbindung zwischen *Adductor externus* und *Pseudotemp. superficialis*, nur mit dem Unterschied, daß hier dieser Muskelteil viel weiter nach rostral reicht als bei *Gallus*. Die Differenzierung *Phasianus*-*Gallus* schlägt also eine ähnliche Richtung ein wie die in der Reihe *Buteo*-*Accipiter*. Hinzu kommt, daß bei *Phasianus* beide Schichten bis fast an den

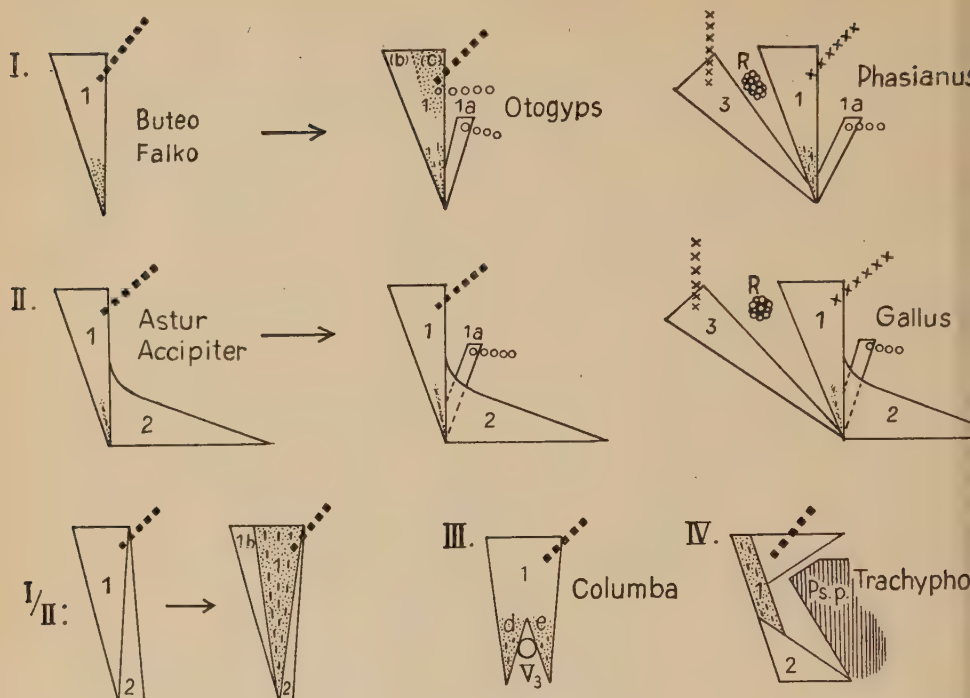


Abb. 27. Formtypen des Musculus pseudotemporalis superficialis. I Buteo Typ. II. Accipiter Typ. III. Columba Typ. IV. Trachyphonus Typ. I/II. Übergangstyp. 1. M. pseudotemporalis superficialis, vom Schädel zur Insertionssehne am Unterkiefer hinten. 2. rostrale Portion des Muskels bis zum Mundwinkel 1a: Quadratumkopf des M. pseudotemporalis superfic. 1b, 1c kaudaler und rostraler Ursprungsteil des Muskels. 1d, 1e Insertionsköpfe bei Columba. 3 M. adductor mandibulae externus (Apon 1-Portion temporal). Ps. p. M. pseudotemporalis profundus. R: Rete mirabile ophthalmicum. Ps. p. M. pseudotemporalis Nerv. pseudotemp. superficialis. Ps. p. M. pseudotemporalis o o o Nerv. pterygoideus. Ps. p. M. pseudotemporalis x x x Nervus externus

Mundwinkel zu trennen sind. Bei Gallus aber fehlt eine derartige Schichtung im Adductor externus; der Pseudotemp. superficialis hat hier die rostrale Komponente.

Fiedler fand bei den Oscines meist den Buteo-Typ. Bei vielen Fringillidae kommt der „Accipiter-Typ“ vor. Übergangsformen sind Munia, Lanius, Nucifraga und Corvultur.

Grenzverwischungen zwischen dem Insertionsteil des Pseudotemporalis superficialis und dem Adductor externus finden sich bei Anser (Abb. 29). Eine Abgrenzung ist hier durch den Verlauf des Nervus ad angulum oris möglich. Bei Gallus und Phasianus verläuft dieser Nerv, der sehr weit proximal vom N. pterygoideus entspringt, zwischen Pseudotemporalis superficialis und profundus.

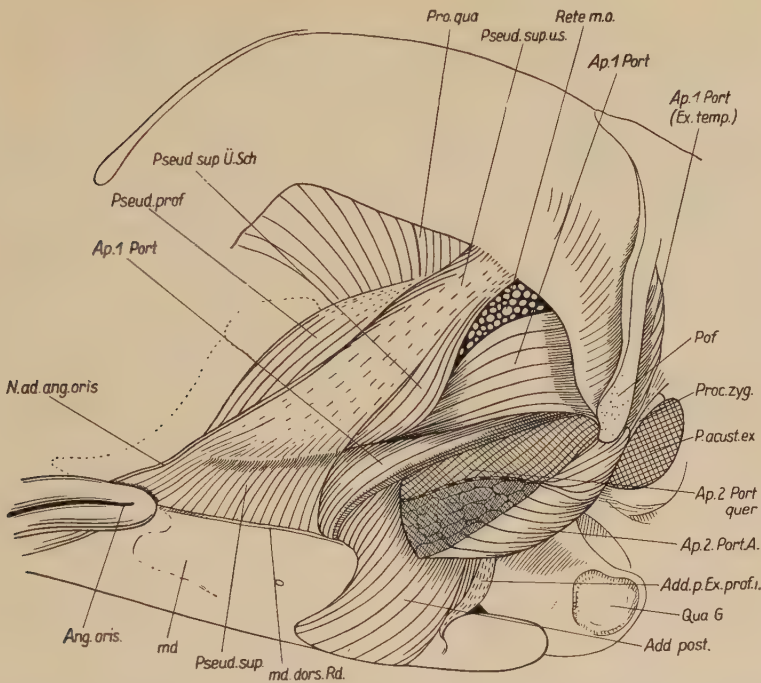


Abb. 28. Gallus gallus dom. L. Ansicht von links. Die Aponeurose 2-Portion und ihre Stammschne ist quer durchschnitten. Beachte die Verbindung zwischen M. pseudotemporalis superficialis und M. adductor mand. externus

Eine sehr eigenartige Variante fand sich doppelseitig bei Tinunculus (Abb. 17). Es bestand bei einem Individuum ein „Quermuskel“, der aus der Insertionssehne des Pseudotemp. superficialis entspringt und gemeinsam mit dem Adductor externus am Schädel angeheftet ist. Er wird vom Nervus add. externi versorgt. Einen ähnlichen Befund erhoben wir einseitig bei Canchroma cochlearia. Hier entsprang ein Sehnenzug aus der Insertionssehne des Pseudotemp. superfic., welcher nach dem „Buteo-Typ“ gebaut ist. Das Band zieht nach rostral und ventral, liegt innen vom Nerv. V₃ und inseriert im Eingang zum Canalis primordialis. Einzelne Fasern des Pseudotemp. profundus (!) und der Apon. 1-Portion setzen an der Sehne an. Wir können also konstatieren, daß morphologische Beziehungen zwischen Adductor externus und Pseudotemporalis superfic. sehr häufig sind. Funktionell scheint zwischen beiden Muskeln ein gewisses Vikariieren möglich zu sein. Ist die Apon. 1-Portion stark reduziert (Tyto

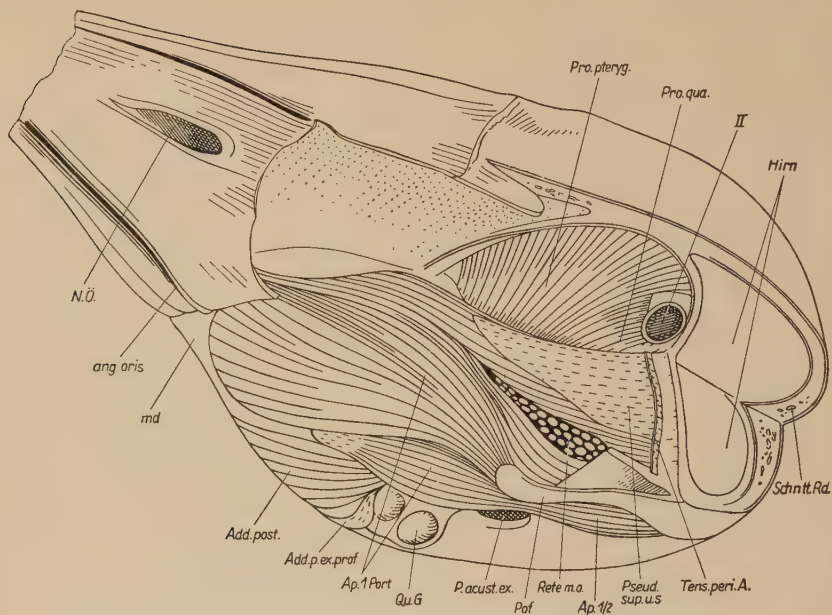


Abb. 29. *Anser anser dom.* L. Ansicht von links, Hirnschädel teilweise entfernt, Tensor periorbitae reseziert

alba, Abb. 9, 20), so kann der Pseudotemp. superfic. besonders kräftig sein. Eine gleichmäßig gute Entfaltung und Differenzierung beider Muskeln beobachteten wir bei *Opisthocomus*. Rückbildung an beiden Muskeln gleichzeitig kommt hingegen nie vor.

Von Wichtigkeit sind ferner die Beziehungen der Muskulatur zur Schläfengrube. Neben dem Adductor externus, dessen 3-Portionen sich in die Fossa temporalis erstrecken können, kann auch der Pseudotemporalis superficialis dies Gebiet erreichen und hier dominieren (Ratiten, Hofer 1951 Abb. 8). Nun hat Säve-Söderbergh darauf hingewiesen, daß bei Dipnoern, Amphibien und Sauropsiden verschiedene Adductoren diese Temporalis-Position einnehmen. Bei Dipnoern und Urodelen hat der Adductor internus, bei Anuren der Adductor posterior und bei Sauropsiden der Adductor externus diese Entfaltungsmöglichkeit. Die Vögel passen in diese Eingliederung gut hinein, wenn wir den Pseudotemporalis superficialis wie zuvor gezeigt, enger mit dem Adductor externus zum dorsolateralen Komplex zusammenfassen (s. S. 3, 46). Damit ist diese Auffassung ein Argument für unsern Einteilungsversuch.

Der Pseudotemporalis superficialis kann aus zwei gesonderten Portionen bestehen (Starck 1940, Abb. 13 für Buceros). Hofer hat zwei- und mehrköpfige Pseudotemp. superficiales bei Phalacrocorax, Sula, Podiceps beschrieben und ist geneigt, anzunehmen, daß zwei gekreuzt verlaufende Pseudotemp. superficiales als Ausgangspunkt anzunehmen sind. Unsere Befunde (Buceros, Gallus, Accipiter) würden diese Reihe ergänzen können. Doch sind die von uns untersuchten Gattungen zu evoluiert, um aus diesen Befunden weitgehende Schlüsse ziehen zu können.

Durch seine Beziehungen zum Adductor einerseits, zum Pseudotemporalis profundus andererseits, nimmt der Pseudotemp. superficialis eine ähnliche Zwischenstellung ein, wie sie für den Adductor posterior längst erkannt ist (Lubosch, Starck). Immer aber ist der Pseudotemporalis superficialis schärfer individualisiert als der Adductor post. Er ist durch seine Lagebeziehungen zu Hirn, Auge, Ohr stark dem Einfluß dieser formbestimmenden Organe des Vogelkopfes ausgesetzt.

II. Einzelbefunde am *M. pseudotemporalis superficialis*

Buteo buteo (Abb. 23, 24 u. Barnikol 1952 Abb. 5). Ursprung medial unter Processus postorbitalis, vom dorsalen Rand der Temporalgrube liegt lateral von Nerv. V₃ unmittelbar ventral vom Tensor periorbitae. Ansatz an kaudaler Ecke der medialen Unterkieferfontanelle. Am Ursprung ist der Muskel seitlich vom Rete mirabile ophthalmicum eingedrückt (Abb. 24). Ansatzsehne (Abb. 13f) auf Grenze zwischen Pseudotemp. profundus und Add. post. Distal setzen an dieser Sehne Fasern an, die vom Proc. orbitalis quadrati entspringen. Dieses Quadratumbündel zieht außen über den Nerv. pterygoideus hinweg (Abb. 13d). Die Innervation erfolgt über den dorsalen Nerven des Pseudotemp. profundus. Hinten schließt sich der Adductor post. an, der stets deutlich durch Innervation und selbständigen Ansatz am Unterkiefer gegen den Quadratumkopf des Pseudotemp. superf. abgrenzbar ist.

Accipiter gentilis: Ursprung weiter medial als bei *Buteo*. Keine einheitliche Ansatzsehne. Ansatz in 2-Portionen (Abb. 14), kaudal mit sehr schwacher Sehne dicht vor Aditus canalis primordialis, rostral fleischig außen vom Ansatz des Pseudotemp. profundus. Der kaudale Kopf ist in eine mediale und laterale Abteilung geschieden. Nur die medialen Partien gehen zur Ansatzsehne. Die laterale Partie kommt von der Aponeurose 3 des Adductor ext. und verläuft zwischen Nerv. ad angulum oris außen und Nerv. mandibularis (innen). Der rostrale Teil des Muskels besitzt Faserverbindung zum Pseudotemp. profundus.

Accipiter nisus: Ursprung vom dorsalen u. vorderen Rand und aus der Tiefe der inneren Temporalgrube. Ansatz wie beim Habicht, auch

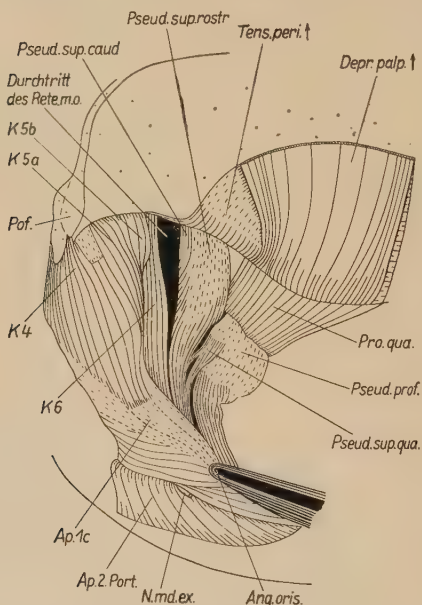
in gleicher Ausdehnung nach rostral, doch ist die hintere laterale Portion relativ stärker.

Otogyps auricularis: (Abb. 6, 16, 15, 30.) Sehr deutlich ist die Differenzierung in einen Ursprungskopf vom Schädel und einen Quadratumkopf. Beide Köpfe verschmelzen ein beträchtliches Stück vor dem Ansatz. Ansatz dicht vor Aditus canalis primordialis, u. zw. setzt der kaudale Teil weiter medial an. Am Ursprung sind zwei nach Verlaufs-

richtung verschiedene Anteile zu unterscheiden. Die rostrale Portion entspringt mit kräftiger Sehne vom Knochen, die kaudale Portion von der Sehne der rostralen Partie (Abb. 29). Beide Portionen vereinigen sich zur Insertionssehne hin. Der kaudale Ursprungskopf nimmt auch die aus der Fossa kommenden Fasern auf (Abb. 16 Pseud. sup. caud.). Die Ursprungssehne des Quadratumkopfes steht mit der Ursprungssehne des Pseudotemp. profundus im Zusammenhang (Abb. 30). Faser austausch zwischen beiden Muskeln besteht nur im Ursprungsbereich.

Falco tinnunculus: (Abb. 17, 18.) Der Muskel ist relativ schwach, entspringt aus der Fossa temporalis interna sehnig und ist gefiedert. Bei einem Individuum fand sich doppel-seitig der beschriebene Quermuskel (Abb. 17 vgl. S. 47).

Abb. 30. *Otogyps auricularis* Daud. Ansicht von rechts. Kräftiger Ursprung des M. pseudotemporalis superficialis vom Quadratum. Der Muskel ist im ventralen Bereich etwas nach hinten gezogen



Der Pseudotemporalis entspricht völlig dem Buteotyp. Ein Ursprungskopf vom Quadratum ist vorhanden (Abb. 18).

Bei *Athene noctua* (Abb. 19) finden wir wieder einen etwas massigeren Muskel, der über seinen Quadratumkopf Verbindung zum Pseudotemporalis profundus besitzt. Der engere Anschluß dieses Kopfes an den Post. superficialis ist sehr deutlich (Abb. 19), besonders auch am Ursprung. Faseraustausch findet sich an der medialen Seite.

Asio otus (Abb. 26) verhält sich ähnlich. Hervorzuheben ist die engere Verbindung des Quadratumkopfes zum Pseudotemporalis profundus.

Bei *Tyto alba* (Abb. 20) ist der Kopf, der aus der Temporalgrube kommt, besonders kräftig. Die fleischige Insertion reicht bis nahe an den Mundwinkel. Kaudal grenzt die Insertionssehne gegen die Aponeurose 1. Ein Quadratumkopf des Pseudotemp. superfic. fehlt. Der Muskel läuft schräg über den Profundus hinweg, sich auch hierin abweichend gegenüber Buteo, Falco, Athene, Asio verhaltend.

Sarcorhamphus papa (Abb. 10) besitzt einen sehr mächtigen Pseudotemp. superficialis, der bereits nahe des Ursprunges von einer sehnigen Tüte, die zur Insertionssehne wird, umkleidet ist. Ursprung in Fossa temporalis interna, am rostralen Teil der Schläfengrube und medial unter dem Postorbitalfortsatz. Er grenzt hier unmittelbar an den Adductor externus, ohne mit diesem Fasern auszutauschen. Es existiert eine Verbindung zum Pseudotemp. profundus über einen Quadratumkopf.

Cathartes burrovianus besitzt einen flachen Pseudotemp. superfic., der nicht in einer Sehnentüte steckt. Die Ansatzsehne läuft entlang der lateralen Kante des Muskels. Der Ursprung reicht bis in die Schläfengrube. Am Ursprung ist eine Zweiteilung des Muskels angedeutet. Der Quadratumkopf ist in guter Ausbildung vorhanden.

3. Schlußfolgerungen und Ergebnisse

Unsere Befunde erlauben Schlußfolgerungen in mehrfacher Hinsicht. So ergaben sich neue Gesichtspunkte für die morphologische Gliederung und Bewertung der Trigemini-muskulatur der Vögel im allgemeinen. Diese Ergebnisse sollen zunächst in den Vordergrund gerückt werden. Es ergeben sich aber auch Schlußfolgerungen für funktionelle Deutungen und für die Frage nach Adaptationen am Kiefer-Muskelapparat und schließlich fanden sich eine ganze Reihe interessanter Gesichtspunkte für taxonomische Fragestellungen. Wir können, um den Umfang dieser Arbeit nicht zu stark auszuweiten, auf die funktionellen und taxonomischen Probleme nur ganz am Rande eingehen, gedenken aber, auf diesen Fragenkomplex zurückzukommen.

1. Der Adductor mandibulae der Vögel läßt sich in 3 Komplexe gliedern, den ventromedialen (M. pterygoideus), den medialen (M. adductor posterior-Pseudotemporalis profundus), und den dorsolateralen (M. adductor externus, M. pseudotemporalis superficialis).

2. Der Adductor externus läßt drei Portionen unterscheiden. Diese Differenzierung ist auf Grund des Sehnenbildes und der Innervation durchführbar. Die Aponeurose 1-Portion ist eine Verbindungsschicht zum M. pseudotemporalis superficialis, die Aponeurose 3-Portion stellt die Verbindung zum Adductor posterior her. Die von Hofer angenommene Möglichkeit von 2 Adductor externus-Typen (zweigliedriger und dreigliedriger Typ), kann nicht als grundsätzliche Gliederung anerkannt werden, denn ein äußerlich zweigliedriger Muskel kann bei verschiedenen Formen morphologisch etwas ganz Differentes sein. Zweigliedrigkeit

kommt nachweislich vor durch Reduktion einer Portion, oder durch Inkorporation einer Portion in eine andere. Die Reduktion kann bei verschiedenen Arten verschiedene Portionen betreffen. Die Aponeurose 1-Portion wird beispielsweise bei Tyto und Scolopax reduziert, Aponeurose 1- und 2-Portion verschmelzen bei Buteo und Accipiter. Die Aponeurose 3-Portion kann (Falco, Gallus) sehr eng mit dem Adductor posterior zusammenhängen. Teile des medialen Muskelkomplexes können aber auch in den Adductor externus aufgenommen werden (Fasan).

3. Die unter 2 gezogenen Schlußfolgerungen waren möglich, weil sich erwies, daß das Nervenverhalten viel konservativer ist, als Hofer annahm und, wie unsere Befunde im einzelnen zeigten, sich als zuverlässiger Wegweiser erweist. Gleichzeitig mußte damit das Problem der Stammsehnen angeschnitten werden. Unsere Auffassung vermittelt zwischen den extremen Deutungen von Lubosch, der das Sehnenskelett der Kieferadductoren bei Sauropsiden als starr und typusgemäß fixiert ansieht und der Auffassung von Hofer, der die Sehnendifferenzierung nur aus funktionellen und topographischen Faktoren erklären will. Der Grundtyp des Sehnenskelettes ist trotz weitgehender Differenzen im Muskelverhalten derart stabil, daß wir die Deutung von Lubosch nicht völlig ablehnen können. Hierin bestärken uns folgende Befunde. Bei Rudimentation bestimmter Muskelteile kann sich die „Stammsehne“ erhalten. Eine Stammsehne kann von neuen Muskelportionen sekundär besetzt werden. Natürlich ist die Stammsehne kein isoliertes Gebilde ohne funktionelle Beziehungen. Aber diese funktionellen Bedingungen sind offensichtlich früh im Sauropsidenstamm wirksam gewesen und haben einen relativ stabilen Grundtyp entstehen lassen, der damit gruppenspezifisch geworden ist.

4. Der M. pterygoideus wird aus den gleichen Nerven wie der mediale Komplex innerviert (Nerv. pterygoideus) und besitzt nur zu diesem engere Beziehungen. Er ist durch seine Beziehungen zum Gaumenskelett ganz anderen Raum- und Gestaltungsfaktoren unterworfen, wie die übrigen Adductoren. Bei der Mannigfaltigkeit der Gaumentypen, der Kinetik usw. ist eine funktionelle Analyse im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich und künftigen Untersuchungen vorbehalten.

5. Der mediale Komplex läßt drei Bestandteile erkennen:

- a) *M. adductor posterior* kaudal und lateral,
- b) *M. pseudotemporalis profundus* „u“ vorn und medial,
- c) *M. pseudotemporalis profundus* „o“ rostral, dorsal, lateral.

Der *Adductor posterior* stellt das Verbindungsglied zum *Adductor externus*, der Muskel „o“ das Verbindungsglied zum *Pseudotemporalis superficialis* dar. Die Verbindung zu letzterem Muskel erfolgt über den Quadratumkopf des *Pseudotemporalis superficialis*.

6. Der *M. pseudotemporalis superficialis* zeigt eine enorme Differenzierungsfähigkeit. Entgegen allem, was bisher bekannt war, findet sich bei den von uns untersuchten *Accipitres*, *Cathartidae* und *Striges* sehr oft eine deutliche Verbindung zwischen *M. pseudotemporalis profundus* und *superficialis*. Der *Pseudotemporalis superficialis* besitzt sehr häufig (Altweltgeier, Neuweltgeier) einen zusätzlichen Kopf vom Quadratum. Eine solche Verbindung kommt aber auch bei *Opisthocomus*, *Gallus*, *Phasianus*, *Centropus*, *Turacus* vor, ist also nicht für Raubvögel spezifisch. Unsere Deutung findet in den Befunden am Nervensystem (Barnikol 1953) eine Stütze. Vor allem sei hier nochmals auf die Tatsache aufmerksam gemacht, daß entgegen den bisher vorliegenden Schrifttumsangaben doch häufig Nervenversorgung des *Pseudotemporalis superficialis* aus dem *N. adductor externus* kommt. Die Versorgung des Quadratumkopfes konnte für eine Anzahl von Arten geklärt werden (s. Barnikol 1953). Hofer hat bei seinem Material, das ganz andere Ordnungen umfaßt (vor allem *Psittaci* u. *Steganopoden*), diese Verbindungen zwischen den beiden *Mm. pseudotemporales* nicht gefunden. So kam er verständlicherweise zu der Auffassung, daß beide Muskeln nicht näher zusammengehören und grenzte den *Profundus* als eigenen Muskel (*Quadratomandibularis*) ab, ihm völlige Selbständigkeit zuweisend.

7. Wir haben in Abb. 31 die Beziehungen der einzelnen Muskeln schematisch zur Darstellung gebracht. Die Grundkomponenten sind als Kreise (2, 4, 6, 9, 10) dargestellt. Die Übergangsportionen und Verbindungsschichten sind durch Ellipsen angedeutet (1, 3, 5, 7, 8). Beispielsweise besteht für *Otogyps* das Schema 1, 3, 5, 7, 9, 10, für *Gallus* 3, 5, 7, 8, 10, für *Trachyphonus* 3, 6, 9, 10. Das heißt: bei *Trachyphonus* bilden *Adductor post.* und Muskel „u“ einen

Komplex. Von diesem ist Muskel „o“ abzugrenzen. Der Pseudotemporalis superfic. ist selbständig, ebenso der Adductor externus.

Aus diesem Schema wird ersichtlich, daß der M. pseudotemporalis superficialis zwischen den Komplex des Adductor post./pseudotemp. profundus und den Adductor externus eingegliedert ist. Die auf L a k j e r zurückgehende Auffassung rechnet den Pseudotemporalis superficialis zum Adductor internus. Der Adductor posterior steht in vergleichbarer Position, hat aber engere Beziehungen zum Pseudotemporalis profundus (Starck).

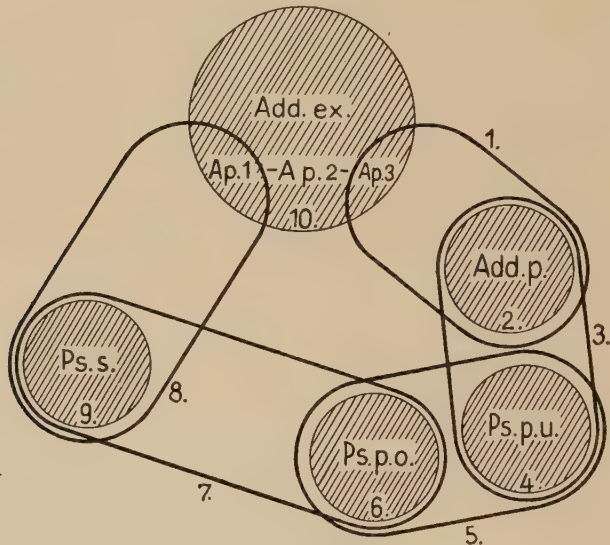


Abb. 31. Schema der Beziehungen der einzelnen Komponenten des M. adductor mandibulae. Verbindung 5 ist sehr konstant, daher den Verbindungen 1, 7, 8 nicht gleichwertig. Der M. pterygoideus ist nicht in das Schema einbezogen.

Die Verbindungen zwischen Posterior/Pseudotemp. profundus und Pterygoideus dorsalis konnten von uns in mehreren Fällen bestätigt werden. Vereinzelt steht bisher unser Befund an Canchroma (einseitig) einer Quersehne zwischen Pseudotemporalis profundus und Adductor externus.

8. Verbindungsmuskeln zwischen Adductor post./Pseudotemp. profundus — Komplex und Protractor quadrati kommen vor (Opisthocomus). Die Deutung dieser Verbindung als Folge der Akinetik (Hof er) kann für Opisthocomus nicht in Frage kommen. Sie wird aus der Differenzierungshöhe der beiden Muskeln bei beengtem Raum erklärt.

9. Die genaue Analyse des *M. protractor quadrati* ergibt die Möglichkeit, bei *Accipitres* und *Striges* eine Formenreihe der Ausbildung des Pterygoid-Kopfes aufzustellen. Der *Protractor pterygoidei* ist um so geringer ausgebildet, je besser der *M. pterygoideus dorsalis ethmoidalis* entfaltet ist.

10. Es wird versucht, eine Analyse der Knochenhöcker und Ligamente in der Gegend der Schläfengrube durchzuführen. Dabei erweist sich, daß bei den bisher untersuchten *Carinaten* das *Squamosum* stets an der Bildung des *Postorbitalfortsatzes* beteiligt ist, daß aber bei *Dromaeus* das *Squamosum* durch das *Parietale* weit vom *Postorbitalfortsatz* und *Frontale* abgedrängt ist. Wir behalten daher die Bezeichnung *Lig. postorbitale* (: *squamosomandibulare*) bei. Die Entwicklung des *Proc. zygomaticus* der *Galliformes* wird näher untersucht. Gleichzeitig ergeben sich neue Befunde über das Wachstum des oberen Jochbogens. Der *Proc. zygomaticus* ist stets mit der *Aponeurose 2* des *Adductor externus* gekoppelt.

11. Mehrfach wurden in letzter Zeit Befunde an der Trigemiusmuskulatur zur Klärung taxonomischer Fragen herangezogen (*Barnikol, Beecher, Fiedler, Hofer*). Es bleibt an unserm Material zu prüfen, ob diese Methode berechtigt ist und ob sich in unserm Material Befunde ergeben, die zur Klärung taxonomischer Fragen beitragen können. Das Problem ist von allgemein-morphologischem Interesse, denn taxonomische Merkmale erweisen sich auch als phylogenetisch bedeutsam. Aufgabe einer genauen Analyse ist es, festzustellen, was typusgemäß, also stabil ist, was Anpassung oder funktionsbedingt. Merkmale von geringem Anpassungswert sind also taxonomisch besonders wertvoll (*Grosser*). *Böker* unterscheidet scharf zwischen Merkmalen und anatomischen Konstruktionen. Veränderungen an Merkmalen verursachen keine Störung der bio-morphologischen Harmonie, d. h., nach *Bökers* Auffassung sind „Merkmale“ inadaptiv. Nun wissen wir heute, daß leider eine derartige scharfe Gliederung der morphologischen Erscheinungen nicht möglich ist und daß Übergänge zwischen Merkmalen (im Sinne von *Böker*) und anatomischen Konstruktionen bestehen.

Der adaptive Wert eines Merkmals mag oft schwer zu entdecken sein und kann oft erst nach genauer Untersuchung der Lebensäußerungen der Tierform in natürlicher Umwelt erkannt werden. Mit anderen Worten, der Systematiker und Phylogenetiker klassi-

fiziert nicht auf Grund einer Auswahl „inadaptiver Merkmale“, sondern er ordnet zu einem guten Teil Anpassungen. Erst die Prüfung eines umfassenden Materiales wird die Frage entscheiden können, ob ein Merkmalskomplex taxonomisch brauchbar ist oder nicht. Beecher (1953) hat die Grundlagen und Methoden der ornithologischen Systematik kürzlich kritisch erörtert. Diese beruht z. Z. größtenteils auf dem Studium von Bälgen, also von äußeren Merkmalen. Sie ist mit dieser Methode zu einem gewissen Abschluß gekommen, hat aber auch eine Grenze erreicht. Eine wissenschaftlich begründete Klassifikation der höheren systematischen Kategorien wird nur auf der Grundlage intensiver morphologischer Detailarbeit möglich sein. Leider ist das Werk von Fürbringer und Gadow kaum fortgesetzt worden. Beecher hat nun in umfangreichem Maße anatomische Untersuchungen besonders an der Trigemini-muskulatur durchgeführt, um zu einer fundierten Klassifikation der Oscines zu kommen und hat überzeugende Resultate vorgelegt. Seine Untersuchungen betreffen die Trigemini-muskulatur von 600 Species der Singvögel (1000 Individuen) allerdings ohne Berücksichtigung der Innervation. Diese Untersuchungen zeigen nun sehr eindeutig den großen Wert des „Merkmals“ Trigemini-muskulatur für taxonomische Zwecke. Die Variationsbreite der Muskulatur ist bei Oscines gering. Wir haben ebenfalls der Variabilität unsere besondere Aufmerksamkeit aus dem gleichen Grunde zugewandt (Barnikol 1953) und sind vorläufig zu der Feststellung gekommen, daß es unter den Vögeln sehr formkonstante Gruppen in bezug auf die Trigemini-muskulatur gibt (Columbae), daß aber andere Gruppen eine beachtenswerte Variabilität aufweisen (Accipitres), die sich zwar im Rahmen eines typischen Muskelbildes hält, aber doch beachtet werden muß. Im allgemeinen, und darin decken sich unsere Befunde mit denen von Beecher, bleibt das Grundmuster der Trigemini-muskulatur innerhalb einer Familie konstant trotz spezieller Anpassungen der Arten in der Ernährungsweise und der damit verbundenen Besonderheiten von Schnabelform, Schädelbild usw. Anpassungen an der Muskulatur zeigen sich in Veränderungen der relativen Massenverhältnisse und in Einzelheiten, doch wird das Grundbild nicht geändert. Beecher hat an Icteriden speziell die Frage der Anpassungen an sehr unterschiedliche Ernährungsweisen bis ins einzelne geklärt.

Auch in einem zweiten Punkt kommen wir zu dem gleichen Resultat wie Beecher. Beecher weist nämlich darauf hin, daß das Muskelbild konservativer wäre („is more basic“) als osteologische Merkmale, gewissermaßen dem Knochenbild zugrunde liegt. Somit können, wie wir am Beispiel des Quadratum zeigten, Muskelmerkmale sich am Skelettbild widerspiegeln und diesen durchaus klassifikatorischen Wert geben, auch wenn es sich um funktionsbedingte Merkmale handelt. Allerdings müssen wir hier einschränkend bemerken, daß der gleiche Wert auch dem Zentralnervensystem (Hirn, Auge) zukommt. Die Hirnstruktur ist gerade bei Vögeln von großem taxonomischen Wert (Starck 1954), ohne daß bisher diese Möglichkeit ausgenutzt wäre. Der Einfluß von Hirn und Auge auf das Schädelbild bei Vögeln ist bekannt (Bar-nikol 1952, Starck 1954).

Beecher konnte im einzelnen zeigen, daß der Befund an der Muskulatur in solchen Fällen, bei denen die verwandtschaftlichen Beziehungen durch Konvergenzen verdeckt sind, die Entscheidung bringen kann.

Welche Schlüsse in taxonomischer Hinsicht erlaubt nun unser Material? Wir beschränken uns in diesem Rahmen auf die Hervorhebung einiger Befunde, ohne das Problem erschöpfend zu behandeln, zumal wichtige Formen bisher nicht untersucht werden konnten (Pandion, Sagittarius, Rostrhamus, Pernis) und daher eine generelle Stellungnahme noch gar nicht möglich ist. Zunächst ergibt sich eindeutig die Sonderstellung der Neuweltgeier gegenüber den Falconiformes. Fürbringer, dem sich die meisten neueren Autoren anschließen, charakterisiert die Cathartidae als altertümliche aber typische Raubvogelfamilie (neben Gypogernidae und Gypo-Falconidae), die engere Beziehungen zu den Pelargo-Herodii, speziell zu den Ciconiidae aufweist. Unsere Befunde ergeben die enge Zusammengehörigkeit von Sarcorhamphus und Cathartes (Differenzierung des Pseudotemp. superfic., dorsaler Quadratumteil der Apon. 3-Portion, Form der Verbindung zwischen Pseudotemp. profundus o und superfic. Reduktion des Adductor externus außer K 5, 6 usw.). Die genannten Merkmale kennzeichnen zugleich die Differenzen der Familie gegenüber den Falconidae. Diese Unterschiede sind scharf genug, um die Abgrenzung der Familien zu bestätigen, erlauben aber gleichzeitig den Zusammenschluß beider in der Ordnung Accipitres.

Zweifelloos bestehen Korrelationen zwischen Muskelentfaltung

und Hirnschädelform. Der, entsprechend der Hirnform, breite Schädel der Cathartidae weist den Weg für die Reduktion der temporalen und die Entfaltung der tiefen Adductor externus Portionen. Aber diese Hirn- und Schädelform ist wiederum charakteristisch für Cathartidae. Innerhalb der Falconidae erlaubt das geringe Material keine weitgehenden Schlüsse. Immerhin sei betont, daß Buteo, Haliaetus, Accipiter, Gyps und Otogyps auch nach den Muskelbefunden enger zusammengehören, als diese ganze Gruppe mit Falco. Dies ebenfalls in Einklang mit der derzeitigen Systematik. Einige Besonderheiten bei Falco stehen wieder mit der Kopfform in Korrelation. Der Einfluß der Körpergröße (Falco, Acc. nisus einerseits, Accipiter gentilis, Adler, Geier andererseits) ist weniger bedeutsam für die Differenzierung des Muskelbildes als die taxonomische Stellung der Art. Schließlich sei mit aller Vorsicht ein sehr eigenartiger Befund angeführt. Er betrifft die Stellung der Eulen. Während die ältere Systematik die Striges als Nachtraubvögel eng an die Tagraubvögel anschloß (ähnlich heute noch Berlioz), zeigte Fürbringer, daß beide Ordnungen wenig miteinander zu tun haben. Fürbringer und Gadow weisen den Eulen eine enge Beziehung zu den Coraciae und Caprimulgi zu. Diese Zuordnung stützt sich auf eine Summe von Einzelbefunden (Musc. ambiens bei Accipitres vorhanden, fehlt bei Striges, lange Caeca bei Eulen, Caeca rudimentär bei Accipitres usw.). Heinroth weist auf die Unterschiede im Verdauungsmechanismus hin. Accipitres bilden im Magen HCl, Eulen angeblich Ammoniak. Wir haben Magensaftuntersuchungen an Eulen (Strix aluco, Asio otus, Tyto alba) durchgeführt und uns davon überzeugen können, daß unsere drei Exemplare HCl, aber kein Ammoniak bildeten. Die Unterschiede im Verdauungsmechanismus (Gewölbildung) bleiben natürlich bestehen, sind aber keineswegs auf Eulen beschränkt. Weiterhin weist Heinroth auf sehr wesentliche Differenzen in der Entwicklung des Federkleides hin. Nach unseren Befunden ergaben sich nun auffallende Ähnlichkeiten in der Differenzierung der Trigemini Muskulatur der Eulen und der Raubvögel, die kaum als Konvergenzerscheinungen gedeutet werden können. Insbesondere besteht eine sehr große Ähnlichkeit zwischen Falco und Athene, die soweit geht, daß Falco sich von den übrigen Tagraubvögeln (Aquilinae) stärker unterscheidet als von Athene.

Diese Ähnlichkeiten betreffen das Verhalten der Apon. 1-Portion,

besonders die temporalen Anteile. Die Ohrlamelle, charakteristisch für Striges, ist bei Falco angedeutet. Wir stellen an gemeinsamen Muskel- bzw. Schädelmerkmalen von Falco und Athene zusammen: Verlängerung des sehr schmalen Postorbitalfortsatzes, Rostralverbreiterung der Apon. 2-Portion, gleiches Verhalten des M. protractor quadrati usw. Nun kann eingewendet werden, daß hier Konvergenzen bei gleicher Ernährungsweise vorliegen. Demgegenüber wollen wir darauf hinweisen, daß die Kleinsäugernahrung auch von anderen Formen mit völlig abweichendem Muskeltyp bekannt ist, daß aber andererseits gleiche Ernährungsweise (Alt- und Neuweltgeier) nicht das familien-spezifische Muskelbild abändert.

Auf die Besonderheiten des Falconidentyps der Trigemini-muskulatur gegenüber den Aquilinae bei gleicher Ernährung und vielfach vergleichbarer absoluter Körpergröße sei hier nochmals hingewiesen. Damit soll hier auf Grund des noch spärlichen Materiales nichts Endgültiges ausgesagt werden. Derart weitgehende Schlußfolgerungen sind erst möglich, wenn ein sehr umfassendes Material, und zwar unter Berücksichtigung aller taxonomischen Kriterien durchgearbeitet ist. Eine derartige Untersuchung beabsichtigen wir in absehbarer Zeit vorzulegen.

Wieder im Einklang mit der heutigen Systematik ergibt sich sehr klar die Sonderstellung von Tyto gegenüber den Strigidae (medialer Komplex einheitlich, kein abgegliederter Adductor post., dieser mit M. pterygoid. dorsalis ethmoidalis verbunden, Sonderdifferenzierung des Pseudotemp. superfic., Reduktion der Apon. 1-Portion usw.). Es sei nochmals auf die Darstellung der Einzelbefunde und speziell die Abb. 12 verwiesen.

Schließlich sei betont, daß die bei Accipitres, Striges so häufige Verbindung der beiden Pseudotemporales bisher nur bei Threskiornis und Plegadis (Hofer) bekannt war. Der Befund steht jedenfalls, was die Beziehungen zwischen Accipitres und Ciconiidae betrifft, in Einklang mit der Annahme von Fürbringer, welcher Steganopodes, Accipitres, Pelargo-Herodii und Phoenicopteri in der Subordnung Ciconiiformes vereinigt.

Kurze Zusammenfassung

Die Untersuchung der Kieferadduktoren einiger Vogelgruppen (43 Arten, 77 Individuen) ergibt eine, in wesentlichen Punkten von der Auffassung von Lakjer, Lubosch abweichende Gli-

derung. Die Einteilung in *M. adductor externus* und *internus* ist für die komplizierten Verhältnisse am Vogelkopf zu ungenau. Wir unterteilen den *Adductor mandibulae* in drei Komplexe, den dorsolateralen, den medialen und den ventromedialen. Die Beziehungen dieser Komplexe zueinander wurden untersucht und die Stellung des *Pseudotemporalis superfic.* als Verbindungsglied zwischen dorsolateralem und medialem Komplex, die des *Adductor posterior* als Zwischenglied zwischen dorsolateralem Komplex und *Pseudotemporalis profundus* herausgestellt (Schema Abb. 31). Untersuchung des feineren Innervationsmodus und des Sehnenskelettes führt zu einer befriedigenden Erklärung des *Adductor externus*. Die Unterscheidung eines zweigliedrigen und eines dreigliedrigen *Adductor-externus*-Typs bei Vögeln ist nicht durchführbar. Der „zweigliedrige“ Typ besitzt bei verschiedenen Formen ganz differente morphologische Wertigkeit. Der *Pseudotemporalis superficialis* besitzt bei *Accipitres*, aber auch bei anderen Gruppen, häufig Verbindung zum *Pseudotemp. profundus* (*Quadratum* Kopf des *Superficialis*). Diese wird analysiert und rückt beide Muskeln, entgegen der Auffassung von Hofer, wieder einander näher. Schließlich werden neue Befunde über den *Constrictor 1 dorsalis* mitgeteilt. Die Ergebnisse führen zu einer Überprüfung des Problems der taxonomischen Wertigkeit von Merkmalen. Die große Bedeutung der Trigemini-muskulatur zur Klärung phylogenetischer und taxonomischer Fragen wird erwiesen und an einigen Beispielen erprobt.

Abkürzungsverzeichnis

A nachgestellt: Abgeschnitten

add. ex. sup.: *M. adductor mandibulae externus superficialis*

add. md. ex.: *M. adductor mandibulae externus*

add. post.: *M. adductor mandibulae posterior*

Add. p. Ap.: Bodenaponeurose des *M. adductor posterior*

Add. post. rostr.: Vorderende des auf die Unterkieferaußenseite greifenden Teiles des *M. adductor post.*

Ang. oris: Mundwinkel

Ap.: Aponeurose

Ap. 1, 2, 3: Die 3 Stammsehnen des *M. adductor externus*

Ap. 1, 2, 3 Port.: Die 3 Hauptportionen des *M. adductor mandibulae externus*

Ap. 1 ex. temp.: Temporaler Anteil der Ap. 1-Port.

Ap. 2 lat. md. Port.: Teil der Ap. 2-Port., der auf die Unterkieferaußenseite greift.

Ap. 3 Bod.: Bodenaponeurose der Ap. 3-Port.

- Ap. 3 Port. lat.: Laterodorsaler Kopf der Ap. 3-Port.
 Ap. 3 Port. med.: Tiefer Teil der Ap. 3-Port.
 Bdgwbe: Bindegewebe
 Bulb: Bulbus oculi
 Bulb. Ap. 1: Bulbusaponeurose d. Ap. 1-Port.
 Bulb. fr. von der großen Aponeurose nicht überkleidete äußere Bulbus-
 fläche.
 Can. pneum.: Canalis pneumaticus quadrati
 Coron.: Processus lateralis („coronoideus“) mandibulae
 Depr. md.: M. depressor mandibulae VII.
 Depr. palp.: M. depressor palpebrae
 Ex. prof.: Vom Quadratum entspringender Teil der Ap. 3-Port.
 Ex. temp.: Temporaler Anteil der Ap. 1-Port.
 For. pneum.: Öffnung des Canalis pneumaticus ossis pterygoidei
 For. sept. int. o.: Bindegewebig geschlossenes Loch des Septum inter-
 orbitale.
 Gelk. f: Gelenkfläche des Unterkiefers
 Gelk. pteryg. qua.: Pterygoid-Quadratum Gelenk
 Gland. Hard.: Tiefe Orbitaldrüse
 Gland. o.: Glandula anguli oris
 Gland. oris. lat.: Lateraler Zipfel der Glandula angularis oris
 Gland. pof.: Glandula postorbitalis
 Gr. Ap.: Große Aponeurose
 Gru.: Fossa temporalis interna
 Grze.: Grenze der Ap. 1-Port ex temp. gegen M. depressor mandibulae
 I, i nachgestellt od. vorgestellt: Insertion, Insertionsgebiet.
 is: Insertionsteil
 Jochb.: Jochbogen
 Ju.: Jugale
 K 1—K 7 Köpfe des M. adductor mandibulae externus
 Knochengrze: Knochengrenze
 Kü.: künstlich erweiterter Spalt
 Lacri: Lacrimale
 Lacro. h.: Lacrimale pars horizontalis
 Lacri p.: Lacrimale pars perpendicularis
 Lam.: Ohrlamelle der Falken und Eulen
 Lam. Schnittrd.: Schnittrand nach Entfernung des rostralen Teiles
 der Lam.
 Lat. md. Port.: Ap. 2-Portion, Anteil der auf die Unterkieferaußenseite
 greift.
 Lig. iug. med.: Ligamentum jugomandibulare articulare
 Lig. iug. md. ex.: Ligamentum jugomandibulare externum
 Lig. lacri. iug. (durch.): Ligamentum lacrimojugale, durchscheinend
 Lig. lacri. md.: Ligamentum lacrimomandibulare
 Lig. occ. md.: Ligamentum occipitomandibulare
 Lig. po.: Ligamentum postorbitale
 Lig. pteryg. dors. ethm.: Sehniges Rudiment des M. pterygoideus dor-
 salis ethmoidalis am Septum interorbitale,
 Lig. sq. iug.: Pars squamosojugalis ligamenti squamosomandibularis

- Lig. sq. md.: Ligamentum squamosomandibulare
 Lig. suboc.: Ligamentum suboculare
 Lig. zyg.: Ligamentum zygomaticum Lig. zyg. d.: dessen dorsaler Teil
 Li. sp.: Lidspalte
 Max.: Maxillare
 Md.: Mandibula
 Md. auf.: Unterkiefer von lateral her aufgeschnitten
 Md. dors. Rd.: Dorsaler Unterkiefferrand Md. med.: mediale Unterkieferfläche
 N.: Nervus
 N. ex. 1, 2, 3: Nerv für die Ap. 1, 2, 3 Portion
 N. pteryg.: Nervus pterygoideus
 N. O.: Nasenöffnung
 obliq. inf.: M. obliquus inferior
 P. acust. ext.: Porus acusticus externus
 Palat.: Palatinum
 Par.: Parietale
 Perio.: Periorbita, äuß. nachgestellt: deren äußere Schicht
 Pof.: Postorbitalfortsatz, Processus postorbitalis
 Pof. Lig.: Bandverbindung vom medialen Rand des Pof. zum Schädel
 Pof. Zapf.: Zapfenartiger Höcker am Medialrand des Pof.
 Proc. ex. md.: Processus externus mandibulae
 Proc. lat.: Processus internus mandibulae
 Proc. postgl.: Proc. postglenoidalis
 Proc. sup. meat.: Processus suprameaticus
 Proc. zyg.: Processus zygomaticus, dors. Rd., ventr. Rd. nachgestellt: dessen dorsaler, ventraler Rand
 Pro. pteryg.: M. protractor pterygoidei
 Pro. qua.: M. protractor quadrati
 Pseud. sup.: M. pseudotemporalis superficialis 1 K, 2 K nachgestellt: dessen dorsaler, ventraler Kopf.
 Pseud. sup. caud.: Kaudaler Anteil des M. pseudotemporalis superficialis
 Pseud. sup. lat.: Lateraler Teil des M. pseudotemporalis superficialis, der zwischen N. ad ang. oris und Ram. mand. V 3 hindurchzieht und mit der Aponeurose 3 am Unterkiefer inseriert.
 Pseud. sup. qua.: Quadratumkopf des M. pseudotemporalis profundus
 Ptery: Os pterygoideum
 Pteryg. dors 1.: Musc. pterygoideus dorsalis caudalis
 Pteryg. dors. ethm.: M. pterygoideus dorsalis ethmoidalis
 Pteryg. dors. pal.: M. pterygoideus dorsalis palatinalis
 Pteryg. ventr.: M. pterygoideus ventralis (lateralis)
 Qua.: Quadratum
 Qua. Corp.: Corpus quadrati
 Qua. dors. Rd.: Dorsaler Rand des Quadratum
 Qua. G.: Gelenkpfanne für Jochbogen am Quadratum
 Qua. orb.: Processus orbitalis quadrati
 Qua. otic.: Proc. oticus quadrati, ex., int. nachgestellt: externus, internus
 Qua. tub.: Tuberculum am Quadratum

- Qua. Uk.: Gelenkfläche für Kiefergelenk am Quadratum
 quer: Querschnittfläche
 Rect.: M. rectus, inf.: inferior, nas.: nasalis, sup.: superior, temp.:
 temporalis
 Rete m. o.: Rete mirabile ophthalmicum Bauer
 Rete m. p.: Rete mirabile pectinis Barkow
 R. ex. V 3: Nerv für den M. adductor externus
 Ri.: Rinne am Hirnschädel, Ursprung des temporalen Teiles der Ap. 1
 Port.
 R. infra.: Ramus infraorbitalis V 2
 R. lacri. Ramus lacrimalis V 2
 R. md.: Ramus mandibularis V 3
 rostr.: rostral
 R. pteryg.: Ramus pterygoideus V 3
 R. rec. fac. Ramus recurrens VII
 R. sup.: Ramus supraorbitalis V 2
 sehn. Fas.: Sehnige Fasern des Pterygoideus dorsalis am Septum
 interorbitale.
 Sehn. Überkl.: Sehnige Überkleidung
 Sept. int. orb.: Septum interorbitale
 SF: Schnittfläche
 temp. Gru.: Temporalgrube
 Tens. peri.: M. tensor periorbitae
 U: Ursprung
 Üb.: Übergangsgebiet, Üb. S.: Übergangsschicht. Üsch.: Verbindungs-
 portion
 U. ex. prof.: Ursprung der tiefen Ap. 3-Portion
 Unt. fr. Rd.: Unterer freier Rand der Bodenaponeurose
 Uk. G.: Kiefergelenk
 ventr.: ventral, ventralis
 Verbdg.: Verbindung
 Verlf. R. pteryg.: Verlaufsrichtung des R. pterygoideus über das Qua-
 dratum angedeutet
 x, xx: siehe Text
 Zgb.: Zungenbein
 II—VII: Hirnnerven V 1, V 2, V 3 Trigemini-äste
 V 2 sup., med. prof.: Rami supraorbitalis, lacrimalis, infraorbitalis des
 V 2.

Literatur

Das Schrifttum ist ausführlich zusammengestellt bei Barnikol 1952, 53a, 53b, Fiedler, Hofer, Starck. Wir verweisen auf diese Arbeiten und führen hier nur neuere, dort nicht verzeichnete Arbeiten als Nachtrag an.

Barnikol, A.: Korrelationen in der Ausgestaltung der Schädel-form bei Vögeln. Morph. Jb. 92 (1952) 373. — Ders.: Vergleichend anatomische und taxonomisch phylogenetische Studien am Kopf der Opisthocomiformes, Musophagidae, Galli, Columbidae und Cuculi. Ein

Beitrag zum Opisthocomusproblem Zool. Jb. Abt. Syst. **81** (1953 a) 487. — Ders.: Zur Morphologie des Nervus trigeminus der Vögel unter besonderer Berücksichtigung der Accipitres, Cathartidae, Striges und Anseriformes. Z. wiss. Zool. **157** (1953 b) 285. — Beecher, W. J.: Adaptations for food-getting in the American Blackbirds. The Auk **68** (1951) 411. — Ders.: A phylogeny of the Oscines. The Auk **70** (1953) 170. — Berlioz, J.: „Systématique“ in Grassé, Traité de Zoologie, Oiseaux T. **15**, p. 845. Paris 1950. — Fiedler, W.: Beiträge zur Morphologie der Kiefermuskulatur der Oscines. Zool. Jb. Abt. Anat. **71** (1951) 236. — Heinroth, O. und M. Die Vögel Mitteleuropas, Bd. 4 Berlin 1924—1931. — Hofer, H.: Zur Morphologie der Kiefermuskulatur der Vögel. Zool. Jb. Abt. Anat. **70** (1950) 427. — Rooth, J.: On the correlation between the jaw muscles and the structure of the skull in *Columba palumbus palumbus* L. I, II, Proc. Nederl. Akad. Wet. ser. C. **56** (1953) 251, 260. — Starck, D.: Beobachtungen an der Trigemini-muskulatur der Nashornvögel nebst Bemerkungen über einige Besonderheiten des Vogelschädels und über die Kiefermuskulatur im allgemeinen. Morph. Jb. **84** (1940) 585. — Ders.: Zur endokranialen Morphologie der Ratiten, insbesondere der Apterygidae und Dinornithidae. Morph. Jb. (im Druck) **96** (1954). — Vendeloo, N. H.: On the correlation between the masticatory muscles and the skull structure in the muskrat *Ondatra zibethica* L. II. Proc. Nederl. Akad. Wet. ser. C. **56** (1953).

Palingenese und Cenogenese in der Embryologie

Von

Karl Peter

Birkenstein, Oberbayern — Greifswald

Mit 6 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 15. März 1954)

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	66
I. Allgemeiner Teil: Palingenese und Cenogenese im allgemeinen und in der Embryologie	67
1. Palingenese und Cenogenese in allgemeinen.	67
2. Palingenese und Cenogenese in der Embryologie	71
A. Relativität der Begriffe Palingenese und Cenogenese .	71
B. Die Verteilung palingenetischer und cenogenetischer Merkmale in der Embryogenese	72
a) bei verschiedenen Arten	72
b) bei verschiedenen Stadien	76
c) bei verschiedenen Organen	79
C. Stabile und wandelbare Organe	80
D. Die Bedeutung der palingenetischen und cenogenetischen Merkmale für das Leben des Keimlings	83
II. Besonderer Teil: Palingenese und Cenogenese in der Ontogenie der Säugetiere	87
1. Die frühen Entwicklungsstadien	87
2. Embryonalanhänge und Plazentation	92
3. Die äußere Gestalt des Keimlings	94
A. Die Gliederung des Körpers	94
a) Kopf	95
b) Hals	95
c) Schwanz	96
d) Gliedmaßen	97

B. Das äußere Relief	97
a) Gesicht	98
b) Schlundbogengegend	98
c) Rumpf	99
d) Analende	99
4. Der innere Bau des Keimlings	99
A. Bewegungsapparat	100
B. Gastropulmonaler Apparat	101
C. Urogenitalsystem	102
D. Endokrinon	103
E. Gefäßapparat	103
F. Nervensystem	104
G. Sinnesorgane	105
Schlußwort: Die Beziehungen von Palingenese und Cenogenese zum biogenetischen Grundgesetz	106
Zusammenfassung	109
Schrifttum	110

Einleitung

Daß der Keimling ein äußerst bildsames, auf alle Reize der Umwelt aufs feinste reagierendes Wesen ist, so daß er sich bei jeder Anforderung einer Änderung zur zweckmäßigen, lebenserhaltenden Form umgestalten kann, das hatte ich in einer Studie über die Plastizität des Embryos in dem Buche „Grundlagen einer funktionellen Embryologie“ (Bios, Bd.19, 1947) ausgeführt. Als besonders ins Auge fallende für solche Wandlungen in Betracht kommende Bildungen wurden die erworbenen, cenogenetischen Merkmale hervorgehoben, die die ererbten, palingenetischen zurücktreten lassen und oft schwer erkennbar machen.

Das Verhalten dieser beiden Merkmalsformen in ihrer Verteilung auf Art, Stadien und Organe des Embryos ist von großer Bedeutung für die Erkenntnis der Entwicklung, da sie beide dem Leben des Keimlings dienen; ihm sollen die folgenden Zeilen gewidmet sein, in denen besonders ihre Beziehungen zum Leben des Embryos hervorgehoben werden. Es mag gleich eingangs bemerkt werden, daß dies für die cenogenetischen Charaktere oft keine Schwierigkeiten bietet, da ihr Nutzen für das Leben des ausgebildeten Tieres wie der frei lebenden Larve fast immer klar

zutage liegt; nur bei im Ei oder im Mutterleibe eingeschlossenen Keimen stoßen wir oft auf schwer erkennbare Verhältnisse. Dagegen gelingt es uns nicht immer, das Erhaltenbleiben der palingenetischen Merkmale funktionell zu verstehen, besonders in einigen Stadien und Organen des Embryos; darauf wird in einem besondere Kapitel zurückzukommen sein.

Wir teilen unseren Werkstoff in zwei Abschnitte: im ersten werden die Begriffe Palingenese und Cenogenese erklärt, ihre Eigenschaften und ihr Vorkommen in der Organismenwelt und besonders in der Ontogenese geschildert. Im zweiten besonderen Teil werden die Entwicklungsvorgänge, die bei den Säugetieren ablaufen, in ihren Beziehungen zu den beiden Begriffen untersucht.

I. Allgemeiner Teil

Palingenese und Cenogenese im allgemeinen und in der Ontogenese

Bevor wir unser eigentliches Thema, das Verhalten der ererbten und der erworbenen Eigenschaften in der Embryogenese, angreifen, müssen wir erst feststellen, wie sich die beiden Begriffe palingenetisch und cenogenetisch überhaupt zueinander stellen.

1. Palingenese und Cenogenese im allgemeinen

Palingenetisch sind Merkmale morphologischer oder physiologischer Natur, die von den Vorfahren einer Tierklasse, z. B. der Säugetiere, auf die jetzt lebenden Arten übertragen worden sind, gleich wie weit beide Gruppen, — die Ahnen, bei denen die betreffende Eigenschaft zum ersten Male auftrat, und die rezenten Nachkommen —, im System auseinanderstehen, wie nahe oder entfernt sie miteinander verwandt sind. Ob ein Merkmal einer Säugerart von Wirbellosen, von Fischen, Amphibien, Reptilien oder von einer tiefer stehenden Säugetierform ererbt worden ist — es ist in dieser Hinsicht palingenetisch. Weiterhin ist aber auch ein Merkmal als palingenetisch zu bezeichnen, wenn es nicht die erwachsenen Tiere der Vorfahren besessen haben, sondern ihre Keimlinge; so sind Amnion, Chorion und Allantois der Mammalier von den Reptilien übernommen worden, sind also palingenetische Organe.

Cenogenetisch sind dagegen Merkmale, die bei einer beliebig umfangreichen Tiergruppe (Klasse, Ordnung oder Art) neu aufgetreten sind, weshalb Mehnert die Bezeichnung in „kaino-

genetisch“ umändern wollte, Merkmale also, die nichts mit der Stammesentwicklung der betreffenden Tiergruppe zu tun haben. Eine solche Neuerscheinung kann sich in verschiedener Weise äußern: entweder bildet sich ein ganz neues Organ (Embryonalhüllen der Amnioten), oder es treten Veränderungen an einem bereits vorhandenen palingenetischen Organ auf, quantitativer oder qualitativer Art. Ein Organ kann sich weiter entfalten (Chorion der Säuger) oder sich rückbilden (Dottersack und Urdarm der Säuger) oder endlich es erleidet einen Umbau, der oft mit einem Funktionswechsel verbunden ist (Urniere der Säuger).

Man pflegt zu sagen — und der Kürze wegen wird man es auch in diesem Aufsatz lesen —, daß die Säuger ein Merkmal von den Reptilien übernommen haben, daß es also palingenetischer Natur ist. Logisch einwandfrei ist diese Ausdrucksweise nicht, da nicht die jetzt lebenden Reptilien, sondern ihre reptilienähnlichen Vorfahren die betreffende Eigenschaft neu erworben hatten. In dem Satze „von den Reptilien als palingenetisch übernommen“ bedeutet Reptilien nicht die rezenten Arten, sondern die ausgestorbenen Vorfahren unserer Kriechtiere.

Die beiden in Rede stehenden Begriffe sind also sicher zu unterscheiden: ein cenogenetisches Merkmal reicht phylogenetisch nicht weiter zurück, als die Art oder Gruppe, für die sie charakteristisch ist, selbst reicht, ein palingenetisches findet sich schon in der Stammesentwicklung.

Gehen wir nun dem Vorkommen von ererbt und erworben in der Organismenwelt nach, so finden wir, daß diese Begriffe keine absoluten, sondern relative sind. Das wird im folgenden auseinandergesetzt werden.

Jedes Merkmal, das bei einer Tierform neu auftritt, ist bei ihr cenogenetischer Natur. Dies sind z. B. die paarigen Gliedmaßen der Gnathostomen, die bei deren Urahnen entstanden sind. Von den Nachkommen wurde diese Paarigkeit übernommen, ist bei diesen also als ererbt zu bezeichnen. Cenogenetisch wurden dann die Extremitäten in verschiedener Weise umgebildet, z. B. zum Hufbein bei Ungulaten. Das gleiche Organ, die Gliedmaße, ist bei einer Abteilung (Gnathostomen) cenogenetisch, bei einer anderen (Huftiere) palingenetisch. Überblicken wir die Reihe der Wirbeltiere, so finden wir, daß ihnen in ihrer Gesamtheit (von den Akraiern und Cyclostomen abgesehen) zwei Paare von Extremitäten eigen sind. Soweit sie nicht in Verlust gerieten, entweder beide Paare (Gymnophionen, Schlangen), oder nur eines (Wale), erhielt

sich diese Zweizahl und wurde auf die Nachkommen vererbt; kein Vertebrat hat deren mehr. So bewahrten die Säugetiere dieses Erbstück als „Organisationsmerkmal“.

Nun ist aber durch diese Betrachtung der Begriff „palingenetisch“ noch nicht erschöpft; wir müssen noch weiter ins einzelne gehen, um ihn voll werten zu können.

Beschränken wir uns auf die vordere Extremität, so kommt sie allen Mammaliern zu, allerdings in verschiedenster Gestaltung: bei Ungulaten entstand das Hufbein, beim Affen die Hand, beim Wal die Flosse. Diese Umformung ist von ihnen neu erworben, ist für sie also cenogenetisch. Die Vorderextremität ist beim Rind als paarige Gliedmaße palingenetisch, als Hufbein aber cenogenetisch.

Innerhalb der genannten Sonderklassen haben sich weiterhin die bereits im allgemeinen umgebildeten Gliedmaßen wieder spezialisiert. Bei den Ungulaten bildeten sich Mehrhufer, Paarhufer und Einhufer heraus. Diese Sonderformen sind innerhalb der kleineren Abteilungen neu entstanden, sind also bei ihnen cenogenetisch. Das Bein des Pferdes ist demnach als einhufig cenogenetisch, palingenetisch dagegen als Hufbein, von den Vorfahren der Ungulaten übernommen, und gleichzeitig auch als Extremität, vererbt von den Urahnen der Gnathostomen. Dasselbe Organ vereinigt also in sich palingenetische Merkmale verschiedener Wertigkeit (man könnte von primärer und sekundärer Palingenese reden) und cenogenetische. Dieses Beispiel ließe sich noch weiter ins einzelne durchführen.

Jedes palingenetische Merkmal war also zur Zeit seiner Entstehung, cenogenetisch und wurde erst bei den Nachkommen palingenetisch.

Auch phylogenetisch und systematisch verhalten sich unsere beiden Begriffe gesetzmäßig verschieden. In dieser Weise betrachtet sind die palingenetischen Charaktere früher entstanden, bei den Vorfahren einer großen Gruppe, deren später auftretende Zweigabteilungen dem allgemeinen Merkmale die cenogenetischen Umwandlungen hinzufügten. Systematisch finden sich daher palingenetische Eigenschaften, wenn sie nicht sekundär geschwunden sind, innerhalb einer großen Klasse (2 Paare Gliedmaßen bei allen Gnathostomen), cenogenetische dagegen in kleineren Ordnungen (Hände der Affen).

Noch in einer anderen Richtung äußert sich die Relativität der in Rede stehenden Begriffe, indem nämlich das gleiche Merk-

mal bei einem Tier ererbt, bei einem anderen erworben sein kann.

Hierfür einige Beispiele!

Von den Reptilien ist die große Abteilung der Schlangen durchweg fußlos; die Ringelnatter hat diese Eigenschaft von der Urform der Schlangen als palingenetisches Merkmal übertragen bekommen. Die systematisch gleichwertige Gruppe der Schleichen besitzt dagegen ursprünglich 4 Beine. Die fußlose Blindschleiche hat sich von ihnen abgezweigt, später, als die Schlangen von den Urreptilien; ihre Fußlosigkeit hat sie (genauer natürlich ihr Ahn) selbst erworben, als cenogenetischen Charakter. Die gleiche Eigenschaft der Fußlosigkeit ist also bei den Schlangen als ererbt, bei der Blindschleiche als erworben anzusehen.

Noch klarer tritt diese Relativität hervor, wenn sich nur eine Art innerhalb einer großen Klasse durch ein besonderes Merkmal auszeichnet, das in einer anderen Gruppe eine allgemeine Eigenschaft darstellt. So sind die Ratiten flugunfähig; der Kiwi z. B. besitzt diesen Charakter als palingenetisch. Unter den flugfähigen Tauben konnte die ausgestorbene Dronte nicht fliegen, was ihr auch den Untergang brachte. Sie hatte diese Unfähigkeit zu fliegen cenogenetisch selbst ausgebildet. Eine Annäherung zu diesem Verhalten bietet der nur am Boden lebende Eulenspapagei.

Ein drittes Beispiel: Die Torpedogestalt der Haifische ist ein dieser Klasse gemeinsames palingenetisches Merkmal, bei den Rochen ebenso die flache Bodenform. Nun gibt es aber in beiden Klassen Arten, die abweichend von diesem Verhalten die Gestalt der anderen Abteilung in cenogenetischer Weise angenommen haben: unter den Haien ist der Meerengel (*Rhina squatina*) rochenähnlich gebaut, unter den Rochen wiederholt der Sägefisch (*Pristis*) die Haiform.

Man kann also einem Merkmal nicht ohne weiteres ansehen, ob es palingenetischer oder cenogenetischer Natur ist; dazu gehört ein Studium der Verwandtschaftsverhältnisse.

Als Endergebnis dieses Kapitels ist zu wiederholen, daß die Begriffe palingenetisch und cenogenetisch relativer Natur sind, und zwar in zweifacher Hinsicht: dasselbe Organ kann bei dem gleichen Tiere beide Charaktere besitzen, das Hufbein ist als Gliedmaße ererbt und als Hufbein erworben. Dasselbe Merkmal kann bei einem Tiere palingenetisch, bei einem anderen

cenogenetisch sein (Flugunfähigkeit der Straußvögel — der Dronte).

2. Palingenese und Cenogenese in der Ontogenese

Nach diesen allgemeingültigen Feststellungen wollen wir untersuchen, wie sich die uns interessierenden Begriffe in der Embryogenese verhalten. Zuerst die Antwort auf die Frage, ob sich ihre Relativität auch für den Keimling bestätigt.

A. Relativität der Begriffe palingenetisch und cenogenetisch in der Ontogenese

Biologische Eigenschaften verhalten sich im allgemeinen beim Embryo so, wie beim geschlechtsreifen Tiere; es ist also von vorn herein anzunehmen, daß dies auch für die Relativität unserer Begriffe Gültigkeit hat — was denn auch der Fall ist. Auch bei Keimlingen wird eine von den Vorfahren einer größeren Klasse erworbene Eigenschaft von einer später entwickelten Gruppe kleineren Umfanges übernommen, so daß sie bei ersteren als cenogenetisch, bei letzteren als palingenetisch zu werten ist.

Ein Beispiel: den Dotterreichtum und die damit verbundene partielle Furchung haben die Ahnen der Reptilien erworben. Von den später in der Erdgeschichte erscheinenden Vögeln wurde der Dotterreichtum beibehalten. Er ist also bei den Reptilien ein cenogenetisches, bei den Vögeln ein palingenetisches Merkmal.

Weiterhin können auch bei embryonalen Bildungen Veränderungen in den ererbten Organen Platz greifen, die bei den Abkömmlingen in verschiedenen Formen auftreten. Dafür seien 2 Beispiele aus der Frühentwicklung der Amnioten angeführt.

Die Embryonalanhänge, Amnion, Chorion und Allantois, sind cenogenetische Erwerbungen der Reptilien. Bei ihnen bildet das Chorion eine glatte Membran, deshalb auch als „seröse Hülle“ bezeichnet. Bei Säugetieren liefert es aber den fetalen Teil der Plazenta mit ihren Zotten; ihr Chorion ist ein palingenetisches Organ, das sich zur Nahrungsbeschaffung für den dotterarmen Keimling in seiner Oberfläche cenogenetisch enorm vergrößert hat — somit besitzt es bei ihnen beide Charaktere.

Denken wir weiter an den Urdarm. In seiner Urform stellt er bei Amnioten einen breiten Sack dar, wie ihn noch manche Reptilien zeigen (Platydictylus, Schildkröten). Er vererbt sich auf Vögel und Säugetiere, verändert sich aber cenogenetisch, indem

er nur als enges, kurzes Rohr erscheint (Albatros, Mensch) oder gar nur als solider Strang (Huhn, Schwein). In dieser Weise wird das palingenetische Organ umgeformt. Beim Huhn ist der Urdarm als solcher ererbt, als Strang erworben.

Die embryonalen Merkmale verhalten sich demnach wie die der Endform: palingenetisch und cenogenetisch sind auch in der Embryogenese relative Begriffe.

Auch ihre Beziehungen zu Phylogenese und Systematik sind in beiden Lebensphasen die gleichen: die palingenetischen Eigenschaften sind in der Stammesentwicklung früher aufgetreten und kommen größeren Abteilungen zu, während die cenogenetischen später entstanden und bei kleineren Gruppen zu finden sind.

B. Die Verteilung palingenetischer und cenogenetischer Merkmale in der Embryogenese

Die Verteilung der ererbten und der erworbenen Eigenschaften in der Individualentwicklung richtet sich nach der Umwelt, in der sich der Keimling in einem gegebenen Zeitpunkt befindet und sich weiter entwickelt. Bleiben die Lebensbedingungen unverändert, so erhalten sich die palingenetischen Merkmale in alter Form; wechseln sie, so treten neue Eigenschaften als cenogenetisch auf, je nach dem Grade der Veränderung der Umwelt mehr oder weniger abweichend vom Urtyp. Die Cenogenese kann sich in Veränderungen an ererbten Organen ausdrücken oder in Neuerwerbungen. Da nun die Umwelt in ihren Änderungen verschiedene Arten, Stadien und Organe beeinflußt, so folgt daraus, daß die Neuerungen in wechselnder Weise sich an Arten, Stadien und Organen auswirken werden, denn in jedem Lebensmoment muß der Keimling lebenskräftig und in all seinen Teilen seiner Umwelt voll angepaßt sein. Auf diese 3 Punkte hin wollen wir die Verteilung der beiden in Rede stehenden Eigenschaften untersuchen.

Vorher sei noch hervorgehoben, daß für uns nur morphologisch faßbare Merkmale anzusehen sind, und daß nur der in dem bestimmten Stadium anzutreffende Zustand berücksichtigt wird.

a) Palingenetische und cenogenetische Merkmale bei verschiedenen Arten

Wenn sich eine Urform in mehrere Zweige spaltet, so tritt bei diesen eine Differenzierung aus verschiedenen Ursachen ein:

durch Bevorzugung und schließlich Alleinbewohnen verschiedener Biotope oder durch Veränderung der Lebensweise (Nahrungssuche zu verschiedenen Zeiten, am Tage, in der Dämmerung, in der Nacht). Einige Eigenschaften werden dabei unverändert fortbestehen, andere dagegen erheblich verändert werden, und dies wieder bei verschiedenen Arten in differenter Weise. Am klarsten werden sich uns derartige Verhältnisse darbieten bei frei lebenden Entwicklungsständen, deren Umwelt uns bekannt ist. Besonders gute Beispiele liefern die Insekten, deren Larven auf ihre Biologie unschwer zu studieren ist. Deshalb sei es gestattet, hier einen Seitenblick ins Invertebratenreich zu werfen.

Die artliche Differenzierung ist bei den Raupen der sehr einheitlichen, von den verwandten Formen leicht zu unterscheidenden Schmetterlingsgattung der Mönche (*Cucullia*), die sicher monophyletischen Ursprungs ist, besonders auffallend. Die Imagines der grauen Arten sind schwer zu unterscheiden. Sie fliegen alle nachts und sitzen tagsüber nicht leicht zu entdecken an grauen Stämmen, oft an Zäunen oder Telegraphenstangen. Diese gleiche Lebensweise hat ihr Kleid kaum verändert. Dagegen haben starke artlich verschiedene cenogenetische Veränderungen bei den Larven eingesetzt. Die Urform wird, wie die meisten Eulenraupen, am Tage verborgen gelebt und daher ein unscheinbares graues oder braunes Aussehen gehabt haben. Dieses hat sich erhalten bei *Cuc. umbratica*, deren Larve an der Erde verborgen ruht und unauffällig gefärbt ist: Sie bedarf keiner Schutztracht. Dagegen sind die Raupen der Arten, die tagsüber an der Futterpflanze fressen, je nach Art des Schutzes, den sie genießen, sehr verschieden gestaltet und gefärbt, und zwar haben sie sich nach zwei Richtungen hin differenziert: entweder haben sie eine bunte auffallende Abwehr- und Widrigkeitsfärbung, sind also weithin sichtbar (*Cuc. lactucae* schwarz mit gelben Marmorierungen, *Cuc. lucifuga* schwarz mit roten Flecken). Oder sie sind ihrer Futterpflanze angepaßt, wie *Cuc. asteris*, deren bunte Streifenzeichnung sie in den Blüten der Astern schwer kenntlich macht. Ganz besonders gleichen die an *Artemisia campestris* lebenden Beifußraupen (*Cuc. artemisiae*, *C. absinthii*) ihrer Umgebung in Gestalt und Farbe derartig genau, daß man oft beim Einsammeln der Futterpflanze noch Raupen mitnimmt, die man vorher nicht entdeckt hatte.

Dagegen sind bei den genannten Raupen die Grundgestalt, die Anzahl der Beine unverändert geblieben. Auch bei den Entwicklungsstadien mischen sich ererbte und erworbene Merkmale.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu den Wirbeltieren zurück, so treffen wir bei ihnen das gleiche Verhalten, wenn auch nicht so in die Augen springend.

Beginnen wir mit Arten mit Metamorphose. Unsere rezenten Froscharten haben ihre larvalen Apparate, Haftnäpfe und

Hornkiefer von ihren anuren Vorfahren ererbt; bei jeder Art sind sie demnach als solche palingenetischer Natur. Cenogenetisch haben die einzelnen Species diese Organe sehr verschieden ausgestaltet. Form und Größe der Haftnäpfe, Zahl der Hornzähnnchenreihen sind derartig abweichend, daß man sie zur Unterscheidung der Larvenarten herbeiziehen kann. Auch in diesem Falle vereinigen die genannten Organe in sich ererbte Eigenschaften (Haftnäpfe an sich) und erworbene (deren Sonderform bei einer Art).

Auch bei Embryonen, die sich ohne äußere Umwandlung entwickeln, lassen sich artliche Verschiedenheiten im Aussehen von Merkmalen auffinden, die, cenogenetischer Natur, der palingenetischen Grundgestalt aufgesetzt werden. So gleicht ein menschlicher Embryo der vierten Woche einem Keimling des Kaninchens, des Schweines von entsprechender Entwicklungsstufe derartig, daß man früher in ungenauer Betrachtung sie für identisch ansah. Dies gilt sogar für weiter im System auseinander stehende Tiere: Die Abb. 1 a—d zeigen dies für Keime der Eidechse und des Menschen, die im gleichen Stadium von etwa 36 Ursegmenten fast zum Verwechseln ähnlich sehen (Abb. 1, a, b), um erst später, wenn die Fingerstrahlen sichtbar werden, ihren Klassencharakter hervortreten zu lassen (Abb. 1, c, d).

Der allgemeine palingenetische Charakter wird beibehalten; aber eine exakte Untersuchung, wie sie z. B. die Normentafeln vermitteln, läßt doch in vielen Einzelheiten Unterschiede geringfügiger Natur erkennen, die von den Arten erworben sind. Vergleichen wir einen menschlichen Keimling von 36 Ursegmenten (Normentafel Nr. 9) mit ebensoweit entwickelten Embryonen anderer Säugetiere, so zeigt das Kaninchen (NT. Abb. 25) einen größeren Kopf und weiter ausgebildete Schlundbogen, das Schwein eine stärkere Nackenbeuge sowie eine breitere Extremitätenleiste mit größeren Gliedmaßen (NT. Abb. 17), das Reh (NT. Abb. 22) den Kopf kleiner, auch die Extremitäten in der Entwicklung zurück, die Herzwölbung groß, während umgekehrt der Kopf der Ratte (NT. Abb. 39) groß, die Gliedmaßen weiter fortgeschritten, die Herzwölbung kleiner ist. Die palingenetische Grundform des Keimlings wird also cenogenetisch mannigfaltig umgewandelt. Jeder Embryo vereinigt in artbestimmter Weise ererbte und erworbene Eigenschaften in sich.

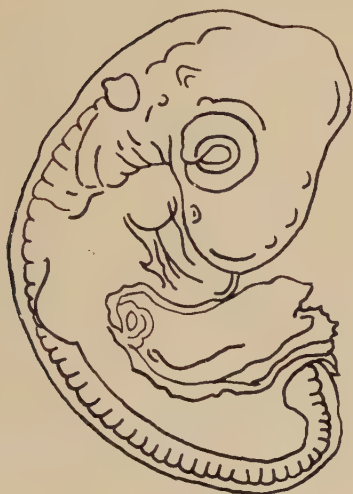


Abb. 1 a



Abb. 1 b

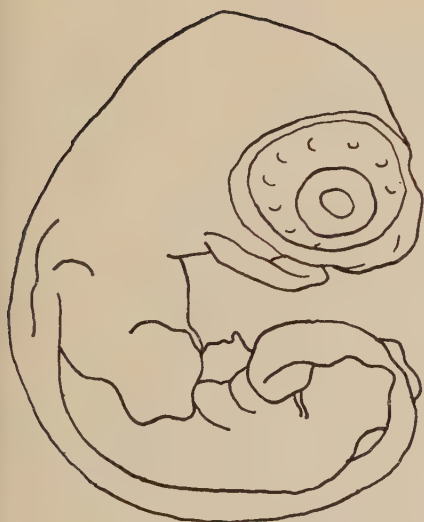


Abb. 1 c



Abb. 1 d

Abb. 1. Embryonen von Eidechse (a, c) und Mensch (b, d). Junge Stadien (a, b) ähnlich, ältere (c, d) unähnlich. Aus Hertwig, Handb. d. Entwicklungslehre

b) Palingenetische und cenogenetische Merkmale bei verschiedenen Stadien

Wir berührten schon eben den Befund, daß die für die Art charakteristische Mischung von palin- und cenogenetischen Merkmalen während der Embryogenese nicht gleich bleibt, sondern während der Entfaltung des Keimlings wechselt. Die Umwelt des Embryos, die innere wie die äußere, ändert sich im Verlaufe der Entwicklung, wodurch für den Keim die Notwendigkeit eines Umbaues eintritt. Dieser wird um so ausgedehnter sein, je mehr sich die neue Umwelt von der alten unterscheidet. Bleibt sie aber in alter Form bestehen, so erhalten sich auch unverändert die palingenetischen Eigenschaften.

Während die oben erwähnten artlichen Differenzen nahe verwandter Embryonen uns funktionell meist nicht verständlich sind, sind wir bezüglich der zeitlichen Unterschiede besser daran: wechseln die Keimlinge einer Art im Laufe ihrer Entwicklung ihr Aussehen erheblich, so können wir oft diese Differenzen mit einem Wechsel in der Umwelt in Einklang bringen.

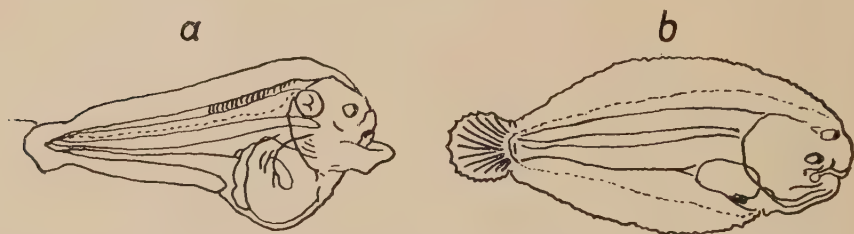


Abb. 2. a Larve von *Solea vulgaris*; b Fisch nach der Metamorphose. Zu beachten das Hinüberücken des linken Auges auf die rechte Seite. Nach Schnakenbeck aus Grimpe und Wagler

Bei Wirbeltieren läßt sich dies am leichtesten bei Fischen und Amphibien mit Metamorphose erkennen. Die Plattfische zeigen in jungen Stadien noch die altererbte Torpedoform des Fisches, da sie im Raume des Wassers schwimmen und sich dort ernähren, wie es die Urform des Fisches ausgezeichnet hatte; sie bewahren also als Larven die alte Gestalt (Abb. 2a). Wenn sie sich aber dem Bodenleben zuwenden, verlieren sie diese und nehmen die Flachform der Bodenbewohner an (Abb. 2b). Solange also die Jungfische sich in der Umwelt ihrer Vorfahren bewegen, behalten sie auch deren Aussehen; erst beim Eintritt in neue Lebensbedingungen wird dieses cenogenetisch abgeändert.

So kann sich im Laufe der Individualentwicklung ein palingenetisches Merkmal, hier die Körperform, in ein cenogenetisches umwandeln.

Dieses Verhalten, daß Cenogenese der Palingenese nachfolgt, drängt sich in der Embryogenese vielfach auf. Wie schon früher erwähnt wurde, sind die ererbten Charaktere mehr allgemeiner Natur. Allgemeine Merkmale sind, wie schon C. E. v. Baer schrieb, Eigenschaften der jüngeren Entwicklungsstadien: in der Ontogenese folgt dem allgemeinen das besondere. Daher sind jüngere Stadien im allgemeinen einander ähnlicher als ältere, vgl. dazu Abb. 1. Sehr gut beweisen dies die Anlagen der Gliedmaßen, wie ebenfalls in Abb. 1 zu sehen ist. Daher kommt es, daß rudimentäre Organe bis zu ihrer höchsten Ausbildung einen allgemeinen Charakter tragen und sich erst bei ihrer cenogenetischen Rückbildung sich von ihm entfernen. Die Anlage der vorderen Extremität der Blindschleiche gleicht der der Eidechse, abgesehen vom Breitenverhältnis, sehr (Abb. 3, a, b). In der weiteren Entwicklung macht sie aber die Differenzierungen des Eidechsenfußes nicht durch, sondern wird unscheinbar und schwindet, sich immer weiter vom Urbilde abhebend (Abb. 3, c, d).

Ein weiteres vortreffliches Beispiel für dieses Verhalten der rudimentären Organe liefert die Linse des Maulwurfes. Rabl berichtet in seiner ausgezeichneten Linsenarbeit, daß sich dieses Organ bei *Talpa* in den ersten Stadien nicht anders verhält als die Linsenanlage bei gut sehenden Säugern; ein offenes Grübchen schließt sich zum Bläschen, das nur kleiner und zellärmer ist, als bei anderen Tieren. Seine Hinterwand verdickt sich und ihre Zellen verlängern sich sogar zu Fasern. Mit dem Schwunde des Binnenraumes verteilen sich die Kerne in dem Organ ziemlich regelmäßig, abweichend vom Befunde bei anderen Tieren. Später „verfällt die Linsenfasermasse alsbald einer Rückbildung; die zu einer gewissen Zeit ganz deutliche fasrige Struktur geht später wieder fast völlig verloren“ (Rabl). Die Linse entwickelt sich also beim Maulwurf erst in der allgemeinen palingenetischen Art, um dann cenogenetisch zu degenerieren.

Nun ist es aber durchaus kein ausnahmsloses Gesetz, nicht einmal eine Regel, daß dem allgemeinen ererbten das spezielle erworbene nachfolgen sollte; sehr häufig findet gerade das Gegenteil statt, daß die jüngeren Stadien



Abb. 3 a



Abb. 3 b

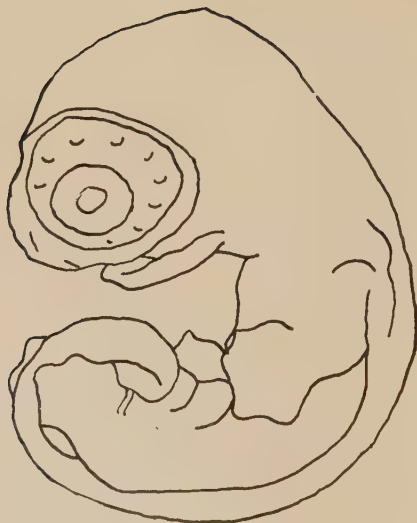


Abb. 3 c



Abb. 3 d

Abb. 3. Vordere Gliedmaßen bei Embryonen der Eidechse (a, c) und der Blindschleiche (b, d). In jungen Stadien (a, b) sind sie einander ähnlich, später entwickeln sie sich bei der Eidechse weiter (c), während sie bei der Blindschleiche schwinden (d). Aus Hertwig, Handbuch

cenogenetisch verändert sind, während die älteren die palingenetischen Charaktere aufweisen.

Dies zeigen z. B. die äußeren Kiemen der Larven von *Salamandra maculosa*. Dieses Organ ist ursprünglich für frei lebende Amphibienlarven entstanden, wie sie die geborene Larve trägt. Die lange Entwicklung im Mutterleibe ist sicher eine neue Erwerbung. Entsprechend ihrer dort erweiterten Aufgabe, auch für die Ernährung des Tieres Sorge zu tragen, verlängerten sich die äußeren Kiemen. Nach der Ablage ins Wasser beschränken sie sich aber auf die Atmung, verkürzen sich und kehren so zu der phylogenetisch älteren Gestalt zurück.

Noch auffallender findet man das gleiche Verhalten in der Entwicklung der Amnioten. Bei Sauropsiden ist durch Ansammlung des Dotters aus der totalen Furchung eine partielle geworden. Der Keim liegt in cenogenetischer Veränderung flach ausgebreitet auf der Dotterkugel. Erst wenn sich der Embryo von ihr abgeschnürt hat, kommt die allgemeine Keimlingsgestalt zum Vorschein. Auch die Säugetiere wären hier heranzuziehen, die sich in Abweichung von dem Verhalten bei Reptilien in cenogenetischer Weise wieder zur totalen Furchung zurückgefunden haben. In den späteren Entwicklungsphasen der Keimblattbildung und Gastrulation sind ihre Keime nur schwer mit den gleichen Stadien der Reptilien in Einklang zu bringen. Ältere Embryonen, die abgeschnürt vom Nabelbläschen in ihren Eihüllen eingeschlossen sind, sind wieder den Reptilienkeimlingen ähnlich.

Wir sehen, daß palingenetische und cenogenetische Merkmale nicht in gesetzmäßiger Folge an bestimmte Stadien gebunden sind. Bald rekapitulieren die frühen Stadien die alte Form (Plattfische), bald trifft dies für ältere zu (Säuger). Die Ursache für diese Umgestaltung ist die veränderte Umwelt innerer oder äußerer Natur. Sie kann jedes Entwicklungsstadium ergreifen, und so können sich in buntem Wechsel in der Ontogenese ererbte und erworbene Merkmale ablösen ohne Rücksicht auf den Entwicklungsgrad.

c) Palingenetische und cenogenetische Merkmale bei einzelnen Organen

Mehrmals ist im vorstehenden darauf hingewiesen worden, daß cenogenetische Um- und Neubildungen sich häufig auf einzelne Organe beschränken, deren Tätigkeit mit den neuen Lebensbedin-

gungen eng zusammenhängt — bei erwachsenen Tieren wie bei Keimlingen.

Bei derartigen umweltbedingten Änderungen können 2 Fälle eintreten: einmal kann sich das betreffende Organ allein umbauen, ohne daß der übrige Körper daran teilnimmt. Als eine derartige Neuerwerbung ist die Milchdrüse der Säugetiere anzusehen, deren Anlage als Milchlinie und Milhhügel keine weiteren Änderungen im Bau des Keimlings veranlaßt.

Zweitens können auch andere Organe dabei in Mitleidenschaft gezogen werden, und dies wieder in zweifacher Weise: die neue Lebensweise formt ihrerseits noch andere Teile des Körpers um; dann ist dies auf die neue Umwelt zurückzuführen und nicht auf das hauptsächlich betroffene Organ: wenn ein Säugetier zum Baumleben übergeht und seine Beine zu Armen werden, dann werden auch andere Organe an diesem Umbau teilnehmen. Dies ist aber durchaus auf die neue Umwelt zurückzuführen, und nicht auf das hauptsächlich betroffene Organ. Andererseits wird aber auch letzteres andere Teile von sich aus zu Veränderungen veranlassen, denn die Verknüpfung aller Organe des Körpers ist eine so innige, daß rein auf ein Organ beschränkte Neubildungen nur selten aufzufinden sind (s. oben: Milchdrüse).

Dagegen ist eine direkte Beeinflussung der Umgebung zu finden bei den larvalen Organen am Kopfe der Kaulquappen, die Stirndrüse, Haftnäpfe und Hornzähnen, die einen einschneidenden Umbau im ganzen Kopfe dieser Larven bedingen. Besonders die Haftnäpfe formen den Kopf äußerlich und innerlich um. An der Riechgrube vermißt man die bei anderen Gnathostomen sich vorwölbenden Gesichtsfortsätze, für die am Gesicht der Kaulquappen kein Platz ist. Die Riechgrube wird dadurch gezwungen, nach hinten zu wachsen und in den Vorderdarm durchzubrechen, so daß die Anuren im Gegensatz zu den anderen Tetrapoden eine entodermale primitive Choane besitzen.

Die Cenogenese greift also die Organe des Keimlings in verschiedener Weise an.

C. Stabile und wandelbare Organe

Die eben gebrachten Beispiele legen die Frage nahe, welche Gebilde cenogenetischen Veränderungen besonders zugänglich sind, und welche sich stabiler verhalten.

Es ist in die Augen fallend, daß Eigenschaften, die vor langer Zeit entstanden und zu Organisationsmerkmalen geworden sind, ihren palingenetischen Charakter meist beibehalten, ohne wesentlich verändert zu werden. Wie schon hervorgehoben, sind sie mehr allgemeiner Natur und somit an verschiedene Lebensbedingungen angepaßt. Sie sind als Organisationsmerkmale nützlich, und ihre relativ Konstanz ist gut erklärlich — relativ, denn auch sie können verlorengehen, wie die fußlosen Schlangen zeigen.

Betrachten wir dagegen ein in der Phylogenese erst spät aufgetretenes Organ, wie den *Syrinx* der Vögel. Die Reptilien besitzen ihn noch nicht, er hat sich erst bei den Vögeln herausgebildet. Aber welche Vielfalt läßt das Organ bei ihnen erkennen! Gestalt, Größe und Lage wechseln bedeutend — die artlich bestimmte Lautgebung verlangt eine so weitgehende Differenzierung. Gegenbaur spricht in seiner Vergleichenden Anatomie von einer „außerordentlichen Mannigfaltigkeit“. An der Bildung des *Syrinx* nehmen „in der Regel sowohl Trachen als Bronchi teil (*Syrinx tracheo-bronchialis*), seltener ist nur die Trachea (s. *trachealis*) oder es sind auch die beiden Bronchi in die Neubildung einbezogen (s. *bronchiales*).

Ein neu entstehendes Organ ist also noch nicht so gefestigt, daß es seine Urform unverändert erhalten konnte; es reagiert leicht auf Einflüsse der Umwelt. Es kann auch wieder rudimentär werden oder ganz in Verlust geraten.

So verhält es sich mit dem *Jacobson'schen Organ*. Den Fischen fehlt es noch; erst bei den Amphibien tritt es als Blindsack der Nasenhöhle auf. In der aus ihnen hervorgegangenen Klasse der Reptilien weist es bereits die weitestgehenden Verschiedenheiten auf: bei Eidechsen und Schlangen ein bedeutender Sinnesapparat, zeigt es sich bei Schildkröten und Krokodilen wie auch bei Vögeln nur im Embryonalzustand als seichte Bucht des Riechsackes auf, schwindet dann aber völlig. Auch bei Säugetieren ist diese Nebennase in sehr wechselndem Ausbildungsgrad anzutreffen. Bei einigen (Kaninchen, Maulwurf) funktioniert sie als Sinnesorgan, bei anderen geht sie dieser Aufgabe verlustig und sinkt zu einem Drüsenausführgang herab (Mensch).

Ähnliches findet man in der Embryogenese der Säuger bei Organen, die von den nächsten Vorfahren, den Kriechtieren, oder gar von ihnen selbst erworben sind. Für den ersten Fall liefern die *Embryonalhüllen* ein klares Beispiel; bei den Reptilien ent-

steht das Amnion einheitlich durch Faltung, bei den Säugern aber auf verschiedene Weise. Die erst von den Mammaliern selbst erworbene Plazenta ist gleich in erstaunlich vielen Formen ausgebildet. Dasselbe gilt für Zahl und Lage der Zitzen, die, erst bei Säugern entstanden, sich in Abhängigkeit von der Zahl der Jungen weitgehend differenziert haben.

Vielleicht kann man hier auch auf die Relikten hinweisen. Da handelt es sich allerdings nicht um stabile und wandelbare Organe, sondern um den ganzen Organismus der Tiere. Viele Formen, die sich nicht an die geänderten Verhältnisse der Umwelt haben anpassen können, sind ausgestorben (Ammoniten, Flugsaurier). Nur in wenigen Fällen gelang es einigen Arten, sich in gewiß besonders gearteten Stellen zu erhalten, und diese Formen, in früheren Zeiten die Fauna weitgehend darstellend, sind dann auffallend artenarm. Eingangs gleich ein Fall, der des grotesken nicht entbehrt: Die aus dem Mesozoicum bekannten Coelacanthen galten bis zum Jahre 1938 für ausgestorben. Von diesen Fischen, zu den Quastenflossern gehörig, sind im Meere östlich von Afrika 2 Exemplare gefischt worden, die nicht einmal der gleichen Gattung zuzurechnen sind: 1938 wurde *Latemaria chalumnae*, 1952 *Malania anjouanae* aus den Tiefen des Meeres geholt. Da haben sich 2 Arten einer altherwürdigen Fischfamilie unter zweifellos eigenartigen Umweltbedingungen aus dem Mesozoicum bis in die Jetztzeit gerettet, ohne ihren Familiencharakter zu verlieren — eine wunderbare Stabilität!

Nicht so einzigartig, aber doch auffallend, finden wir auch sonst im Wirbeltierreiche stabile Formen, die entsprechend ihren Sondergewohnheiten nur in wenigen Arten auf uns gekommen sind. Von den Dipnoern, die bereits im Devon in vielen Arten zerfielen, sind nur 3 Arten bis auf unsere Zeit geblieben, in weit auseinander liegenden Ländern: *Ceratodus* in Australien, *Protopterus* in Afrika, *Lepidosiren* in Südamerika. Ihre alt gefestigte Organisation hat eine Spaltung in viele Arten nicht zugelassen. Daher sind solche wenig veränderte Nachkommen sehr alter Tiergruppen stets artenarm (Cyclostomen, Ganoiden, aglosse Amphibien, *Sphenodon*, *Monotremen*).

Man ersieht aus diesen Ausführungen, daß palingenetische Merkmale, die vor langer Zeit in der Stammesentwicklung entstanden waren, wenig die Neigung haben, sich in vielen Richtungen zu spezialisieren, wäh-

rend solche, die erst später auftraten, nicht so gefestigt sind und leicht in verschiedene Unterformen zerfallen.

Als Abschluß dieses allgemeinen Teiles sei noch ein Abschnitt eingeschoben, der die lebenserhaltende Aufgabe der palingenetischen und cenogenetischen Merkmale der Embryonen beleuchten soll. Bisher wurde hauptsächlich auf die Verteilung dieser Eigenschaften, besonders beim Keimling, hingewiesen. Unserer Grundeinstellung zufolge muß aber auch die Bedeutung der ererbten und erworbenen Merkmale für das Leben des Keimlings Berücksichtigung finden.

D. Die Bedeutung der Palingenetischen und Cenogenetischen Merkmale für das Leben des Keimlings

Eingangs wurde bereits erwähnt, daß die lebenserhaltende Bedeutung der cenogenetischen Merkmale meist klar auf der Hand liegt; sie bedarf daher keiner ausführlichen Sonderbesprechung: die aus der Torpedogestalt der Larve entwickelte Flachform der im Sande vergrabenen Scholle ist aus dem Milieuwechsel des Fisches erklärbar, wie auch die im Interesse der Ernährung stehende Vergrößerung der äußeren Kiemen des Alpensalamanders. Nicht in allen Fällen können wir freilich die cenogenetischen Umwandlungen eines Organes voll verstehen. Weshalb z. B. die Haftnäpfe der Kaulquappen unserer Froscharten so wechselnde Formen angenommen haben, daß man sie zur Art-diagnose heranziehen kann, das ist uns noch nicht verständlich; nur ein eingehendes Studium des Lebens dieser Larven könnte uns hier weiter helfen.

Viel schwieriger liegen die Verhältnisse, wenn wir uns den palingenetischen Merkmalen zuwenden. Sie lassen ihre lebenserhaltende Bedeutung meist nicht ohne weiteres erkennen. Sie sind Organisationsmerkmale geworden, deren Entstehung sich bei den Vorfahren als vorteilhaft oder notwendig erwies, und deren Beibehaltung ebenfalls vorteilhaft war, solange kein Grund vorlag, sie cenogenetisch zu verändern oder völlig auszumerzen. Wo dies geboten war, schwanden sie. Dies gilt für das ausgebildete Tier wie für den Embryo.

Weshalb haben die Wirbeltiere 2 Paare Gliedmaßen, nie mehr? Rabl und Boeker haben sich bemüht, die Notwendigkeit dieser Zweizahl für das Urwirbeltier zu erklären, beide von

einem anderen Gesichtspunkte ausgehend. Ich gebe kurz den Inhalt der beiden Hypothesen wieder, da sie lehren, wie sich ein anscheinend indifferentes Merkmal bei seiner phylogenetischen Entstehung als nützlich erweisen kann.

Rabl nimmt an, daß es Fische gegeben hat, die außer dem unpaaren, Rücken, Schwanz und Bauch überziehenden Flossensaume auch jederseits einen lateralen besaßen, von dem er gemäß der *Thatcher-Mivartschen* Seitenfaltentheorie die Entstehung der Extremitäten ableitet. Die Seitenfalten erhalten dem Fische das Gleichgewicht, während Schwanz und unpaare Flossen propulsatorisch wirken. Beim Vorwärtsschwimmen hatte nun der Vorderrand des seitlichen Flossensaumes dem Anprall des Wassers standzuhalten und mußte wegen dieser erhöhten Inanspruchnahme verstärkt werden. Nun würde aber dieser verdickte vordere Teil des Saumes den Fisch aus seiner Gleichgewichtslage gebracht haben, da er schwerer war, als der hintere Teil; der Flossensaum konnte den Fisch nicht mehr waagrecht tragen. Daher mußte sich der Hinterrand in gleicher Weise versteifen — dann funktionierte die Flosse wieder als Gleichgewichtshalter. Diese beiden verstärkten Enden des Seitensaumes konnten dasselbe oder mehr leisten, als vorher der weiche, biegsame lange Saum. So genügten die beiden Teile, durch Skelettstützen noch mehr gefestigt, um das Tier waagrecht zu halten. Die unnötig gewordene Zwischenpartie konnte ausfallen. Sie bildete sich gleichzeitig mit der Verstärkung der Randpartien zurück. Es blieben die zwei Extremitätenpaare übrig, die sich dann in mannigfaltiger Weise in Übereinstimmung mit den verschiedenen Lebensbedingungen zu Flosse, Bein, Arm und Flügel umbildeten.

Anders dachte sich Boeker die Entwicklung der paarigen Gliedmaßen als dem Urwirbeltier nützliche Fortbewegungsorgane im Pflanzenfilz des Meeresbodens. Anstemmen des vorderen und hinteren Körperendes ermöglichten ein Vorwärtsgleiten durch Kontraktion der Myomeren zwischen diesen beiden Fixpunkten, an denen sich als an den am stärksten beanspruchten Stellen Schwielen bildeten, die zu Extremitäten auswuchsen.

Nach beiden Hypothesen erwiesen sich die paarigen Gliedmaßen in der Zweizahl als vorteilhafte Merkmale für das Urwirbeltier, die von den Nachkommen als solche übernommen wurden.

Gehen wir nun zu den palingenetischen Merkmalen der Keimlinge über, so ziehen wir wieder die schon an-

geführten Eigenheiten der frei lebenden Larven heran, deren allgemeine Zweckmäßigkeit noch nicht berührt wurde. Daß die Haftapparate unserer Froschlarven den Tierchen von Vorteil sind, ist leicht schon im Aquarium zu beobachten: so verschieden sie auch bei den einzelnen Arten gestaltet sind, sie halten die ausgeschlüpfte Kaulquappe bis zum Beginn der Selbsternährung an Pflanzenstengeln und ähnlichem fest. Und auch das Durchgangsstadium der Torpedogestalt der Schollenlarve ist notwendig; das kleine Fischchen kann nur im Raume des Wassers sich von Plankton nähren und sich die nötigen Reservestoffe anmästen, um die folgende Hungerperiode der Metamorphose überstehen zu können.

Schwierigkeiten ergeben sich für unsere Deutung, wenn wir uns den embryonalen Durchgangsformen von im Ei oder im Mutterleibe sich entfaltenden Keimlingen zuwenden, in deren Lebensbedingungen wir uns nicht hindecken können. Hier müssen uns andere Wege zu einem Verständnis dieser vorübergehenden Stadien führen.

Ein sehr schwieriges Problem bieten uns in dieser Hinsicht die Gesichtsfortsätze der Embryonen der amnioten Wirbeltiere, die das charakteristische „Larvengesicht“ z. B. eines menschlichen Keimlings am Ende des ersten Embryonalmonats modellieren (s. Abb. 4 b). Durch Furchen oder Spalten trennen diese Wülste einzelne Gewebspartien des Gesichtes scharf voneinander ab. Diese Grenzen werden aber von dem sich allmählich herausdifferenzierenden Relief des Gesichtes nicht berücksichtigt und verwischen sich vollständig, wie Abb. 4 c zeigt. Warum schlägt die Embryogenese diesen Umweg über die Gesichtswülste ein?

Ich glaube, daß wir hier mit der Annahme, daß dieses vergängliche Relief ein embryonales Organisationsmerkmal darstellt, weiter kommen können. Die Haifische besitzen in ausgewachsenem Zustande übereinander gelegene, nicht verschmolzene Nasenfortsätze, die die Nasenrinne unvollkommen in eine vordere und eine hintere Öffnung teilen, so daß der zu prüfende Wasserstrom den Kanal beim Schwimmen durchfließen muß, Lappen, die sich bei ihren Embryonen in Gestaltungsfunktion anlegen und ausbilden. Auch bei Teleostiern und Dipnoern, bei denen durch Verwachsung beider Fortsätze ein geschlossener Riechkanal entsteht, ergibt sich eine Entwicklung durch vorher getrennte Wülste beiderseits der Riechrinne, da keine anderen

Bildungen diesen Entwicklungsgang stören. Ein solcher Riechkanal charakterisiert auch die Keimlinge der Amnioten. Die hintere Öffnung wird als primäre Choane in die Mundhöhle verlagert. Ungestört können sich so die Wülste bei den Embryonen der Amnioten entwickeln. Erst später, wenn sie der neuen Aufteilung der Gesichtspartien hinderlich geworden wären, schwinden sie.

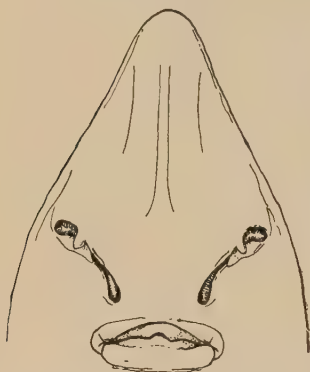


Abb. 4 a



Abb. 4 b

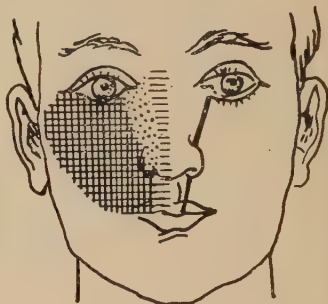


Abb. 4 c

Abb. 4. a: Kopf eines Haifisches, *Rhynchobatus laevis*, von ventral. Ein medialer und ein lateraler Nasenfortsatz zerlegen die Nasenöffnung in eine vordere und eine hintere. Nach Matthes. b: Kopf eines menschlichen Keimlings von 11,3 mm Länge nach Rabl. c: Schematische Darstellung der Beteiligung der Gesichtsfortsätze an der Bildung des Gesichts. Auf der rechten Hälfte ist das Gebiet des medialen Nasenfortsatzes horizontal schraffiert, das des lateralen punktiert, das des Oberkieferfortsatzes kariert eingetragen. Man beachte, daß bei der Bildung des Gesichts die Grenzen zwischen den embryonalen Gesichtsfortsätzen nicht berücksichtigt werden.

Dieser Erklärungsversuch des Vorkommens der Gesichtswülste bei den Keimlingen der Amnioten erhält eine Bestätigung, wenn wir die Gesichtsentwicklung der Froschlurche betrachten. Nach dem Auskriechen bedürfen die kleinen Kaulquappen an ihrem kleinen Kopfe besonderer Organe, die wir schon erwähnt haben, der Stirndrüse und der Haftnäpfe, die das Relief des Kopfes beherrschen. Da ist kein Platz mehr für Nasenfortsätze: bei ihnen fehlen daher die Gesichtswülste, sie schwinden aus der Entwicklung. Mit einer Ausnahme! Die Larve der Geburtshelferkröte, *Alytes*, schlüpft später aus dem Ei, als *Rana* und bedarf der Haftnäpfe nicht. Daher entwickelt ihre Larve, wie *Fahrenholz* sehr gut geschildert hat, Gesichtsfortsätze in typischer Ausbildung. Das Hindernis der Haftnäpfe fiel fort, die Wülste haben sich erhalten.

Auf diesem Wege könnte man sich das Beibehalten der Gesichtsfortsätze bei Amniotenkeimlingen erklären und wiederholen: Organisations-

merkmale bleiben bei Keimlingen erhalten, soweit sie die normale Entwicklung nicht stören. Hindern sie die Entwicklung, so fallen sie weg.

Zusammenfassend für diesen allgemeinen Teil ist hervorzuheben, daß in jedem Embryo, in jedem Stadium, in jedem Apparate palingenetische und cenogenetische Merkmale in verschiedenster Mischung vereinigt sind, sowie daß sie in gleicher Weise das Leben des Keimlings zu erhalten vermögen. Oft ist es nicht leicht, zu erkennen, welche Charaktere zu der einen, welche zu der anderen Gruppe gehören. Und doch ist es wichtig, diesen Entscheid zu treffen; nur die palingenetischen geben Auskunft über die Phylogenese einer Form, während die cenogenetischen aus der Biologie der Tiere erklärt werden können.

Es ist reizvoll und lohnend, die Ontogenese einer Tierklasse daraufhin zu untersuchen. Dies soll im zweiten, besonderen Teile dieser Studie geschehen. Wir wählen dazu die Säugetiere.

II. Besonderer Teil

Palingenese und Cenogenese in der Embryogenese der Säugetiere

In vier Kapiteln wird die Entwicklung der Säugetiere auf ihre palingenetischen und cenogenetischen Merkmale hin untersucht werden. Wir beginnen mit den frühen Stadien und schließen daran die Embryonalhüllen und die Plazentation. Darauf folgt die Besprechung der äußeren Form und endlich die des inneren Baues des Keimlings.

1. Die früheren Entwicklungsstadien

Um ab ovo anzufangen, so hat das befruchtete Ei der Säugetiere mit dem aller Metazoen gemeinsam den Charakter der Einzelligkeit; es wiederholt in ihm den Zustand der Protozoen. Es handelt sich also um das allerälteste palingenetische Merkmal des im Laufe der Stammesgeschichte in der verschiedensten Weise verändert gewesenen Eies.

Als cenogenetisch ist die Dotterarmut des Eies der plazentalen Säuger anzusehen, da wir annehmen, daß ihre Stammeltern Reptilien mit polylezithalen Eiern gewesen sind. Der Ansicht von Hubrecht und de Lange, daß die Dotterarmut des Plazentaliereies als primär anzusehen ist, vermag ich mich nicht anzuschließen.

Auch der innere Bau des Eies, soweit wir ihn nachweisen können, ist vererbt: die Mitochondrien, den Golgiapparat treffen wir schon bei Wirbellosen. Dagegen sind die morphologisch nicht faßbaren Fähigkeiten, seine „Intimstruktur“ (Spitzer), die es ihm ermöglicht, in verwickelter Ontogenese eben nur das bestimmte Individuum der bestimmten Art hervorzubringen, neu erworben und fallen unter den Begriff der Cenogenese.

Desgleichen sind die Hüllen des Eies, die sich in Art und Vorkommen durchaus nach den Entwicklungsbedingungen richten, bei den einzelnen Gruppen der Wirbeltiere als selbständige Errungenschaften zu werten. So die Kalkschale der Sauropsiden-eier, die nicht von den Gallerthüllen der Amphibien abgeleitet werden kann. Interessant ist, wie innerhalb der Wirbeltierklasse die Festigkeit der Hüllen sekundär verlorenggeht, wenn sich die Keime im Mutterleib entwickeln, in denen feste Schalen unnötig und hinderlich wären (*Lacerta vivipara*, *Pelias berus*). Die Mammalier haben die Kalkschale der Reptilien nicht beibehalten, sondern begnügen sich mit dünnen, weichen Membranen, die das Ei nach außen abschließen und dann, wenn eine innige Verbindung mit der mütterlichen Schleimhaut gefordert wird, schwinden — cenogenetische Merkmale des Säugetereies.

Die erste Tätigkeit des befruchteten Eies besteht in der Teilung. Auch in dieser Periode mischen sich palingenetische und cenogenetische Merkmale. Die Teilung an sich gehört zu den ersteren, da sie zum ersten Male auftrat, als sich das Protozoon zum Metazoon umbildete, was sich seitdem bei allen Metazoen wiederholte.

Nicht so einfach steht es mit der Art der Teilung. Bei den plazentalen Säugern treffen wir auf eine totale, adäquale Form, ähnlich der des Amphiorus. Doch stammt sie nicht direkt von dieser ab, da sich zwischen die beiden Furchungsarten phylogenetisch die partielle der Reptilien einschleibt. Der Dotterverlust der Mammalier führte die Furchung wieder zur Totalität zurück, sie ist daher bei ihnen als cenogenetisch anzusehen.

Daß sie neu erworben und nicht direkt von der totalen Furchung des Lanzettfischchens abzuleiten ist, lehren uns einige Besonderheiten, die sie von der gleichen Periode des Amphioxuseies unterscheiden. Die letztere läuft streng synchron ab, so daß die Keime 2, 4, 8, 16 Zellen enthalten, bei den Säugern hat aber die Teilung diese Gleichmäßigkeit verloren, man beobachtet bei ihnen Zell-

haufen von 3, 5, 7 Blastomeren. Diese Heterochronie der Furchung ist in der Phylogenese der Wirbeltiere aufgetreten und stellt daher für die Säugetiere einen palingenetischen Charakter dar. Bei den Amphibien beschränkt sich die Synchronie auf die ersten Teilungsschritte — aber auch die lassen geringfügige Unregelmäßigkeiten erkennen: das Auftreten der zweiten Furche geschieht in dem von Kopsch hergestellten Film der Teilung des Axolotleies zu beiden Seiten der ersten nicht völlig gleichzeitig. Bald bedingt der Dotterreichtum der Makromeren eine Verzögerung der Zerlegung in der vegetativen Hälfte und damit eine erhebliche Heterochronie in der Teilung des Keimes.

Bei den polylezithalen Eiern der Reptilien nimmt diese Ungleichmäßigkeit noch zu; die einzelnen Teile der ersten Furchen entstehen deutlich nacheinander — von Synchronie ist überhaupt kein Anzeichen mehr zu erblicken. Das gleiche zeigen die Furchungsbilder der Mammalier: die Mitosen verteilen sich wahllos über die Blastomeren. Die Unregelmäßigkeit in der Teilung des Säugereies ist also eine palingenetische Eigenschaft, von den Amphibien über die Reptilien vererbt.

Eine Besonderheit weist das Ei der Säugetiere aber noch auf, nämlich daß eine verlangsamte Furchung auf bestimmte Zellen beschränkt ist — nicht auf dotterreichere, wie bei den Amphibien, sondern auf Elemente verschiedener prospektiver Bedeutung. Dieser Begriff ist, als morphologisch nicht faßbar, nicht entscheidend für den Entscheid, ob er palingenetischer Natur ist, oder nicht, darf aber hier berücksichtigt werden, da sich bereits bei der Eiteilung eine Zerlegung in bestimmte auch gestaltlich differenzierte Zellen einstellt. Es handelt sich um die erste Entwicklung des Trophoblastes. Heusser und Streeter haben dessen Genese bis in die ersten Furchungsstadien beim Schwein in vorzüglicher Weise untersucht und gefunden, daß er sich sehr frühzeitig von dem Zellrest, der Embryo und Amnion aufzubauen hat, absondert. Seine Elemente teilen sich schneller als die des Zellrestes, sind kleiner als jene, sind also gestaltlich wohl von ihnen zu unterscheiden, wie in Abb. 5 zu erkennen ist. Auch von anderen Arten wird ähnliches berichtet.

Diese Spaltung in zwei Zellgruppen wird nur bei den Säugetieren gefunden, ist demnach als cenogenetisches Merkmal anzusehen.

In dieser Weise mischen sich in dem sich teilenden Säugerei palingenetische und cenogenetische Charaktere: palingenetisch ist die Furchung als solche sowie ihre Heterochronie, cenogenetisch ihre Totalität und der frühzeitige Zerfall in Trophoblast und Zellrest.



Abb. 5. Entwicklung des Trophoblastes beim Schwein nach Heusser und Streeter. Zellen des Trophoblastes hell, des Embryos dunkel gehalten. Gezeichnet nach Modellen. a, b in Außenansicht; a: Stadium von 4 Zellen. c—e: Durchschnitte

Das Ergebnis der Furchung ist die Morula und die Blastula. Beide Formen des Keimlings sind bei den Mammaliern allgemein verbreitet und fehlen nur selten in der Embryogenese. Das Morulastadium wird z. B. übersprungen bei dem Zwergstachler (*Hemicentetes*), bei dem sich nach Bluntschli die Blastomeren gleich zur Zellblase anordnen; eine Blastula wird nach Grossers Annahme in der Entwicklung des Menschen vermißt. Eine biologische Ursache für dieses abweichende Verhalten ist uns nicht bekannt.

Die Morula ist eine palingenetische Form, wenn auch ihre Gestalt in der Phylogenese nach der Abflachung bei den polylezithalen Reptilienkeimen bei den Säugern wieder in cenogenetischer Ausbildung die Kugelform oligolezithaler Eier angenommen hat.

Über die Bedeutung der Blastula gehen die Ansichten auseinander. Die prospektive Bedeutung von Wand und Inhalt ist hier in der Tat eine andere als bei den Amphibien, bei denen beide Teile in den Keim eingehen, während dies sich bei den Säugern auf den Zellrest beschränkt und die peripherische Zellschicht als Trophoblast hinfälliger Natur ist. Aber morphologisch, als Zellblase, ist das Gebilde eine Blastula, vergleichbar mit dem gleichen Stadium der übrigen Vertebraten. Allerdings ist seine Geschlossenheit nicht mit der z. B. der Amphibien direkt zu vergleichen, da sich zwischen diese beiden Klassen phylogenetisch die Reptilien mit ihrem unscharf begrenzten Blastocoel zwischen Keim und Dotter einschieben. Trotz dieser Homologisierung ist die prospektive Bedeutung der einzelnen Teile der Wand der Blastula bei Amphib und Säugetier eine verschiedene.

Auch bei Morula und Blastula der Säugetiere finden sich ererbte und erworbene Merkmale im gleichen Keimling. Die Keime an sich gehören zur Palingenese, das einheitliche Blastocöl und seine Lage im Embryo ist eine Sondereigenschaft.

Gehen wir nun zu der letzten, die Frühstadien beendenden Keimform, der Gastrula über, so ist auch für sie festzustellen, daß sie ein ehrwürdiges Alter besitzt, da sie bei den Metazoen sehr frühzeitig auftritt und bei den Säugern demnach als palinogenetische Bildung zu werten ist. Freilich ist bei ihnen die ursprüngliche Gestalt so ausschlaggebend verändert, und zwar bei den verschiedenen Arten in so wechselnder Weise, daß die Grundform der Gastrula kaum noch erkannt werden kann und eine Gastrulation für die Säuger von einigen Seiten geleugnet oder in zwei Perioden zerlegt wird.

Diese Veränderungen beziehen sich auf zeitliche und gestaltliche Verhältnisse. Während die Gastrulation sich bei Amphioxus direkt an die ausgebildete, aber noch undifferenzierte Blastula anschließt und den Zerfall der Zellmasse in Keimblätter bedingt, stellt sie sich bei Säugetieren erst ein, nachdem ein inneres Keimblatt bereits entwickelt ist — eine zeitliche Verschiebung, die bei Reptilien bereits vorhanden und bei Amphibien vorgebildet ist. Für die Mammalier ist sie also als palinogenetisch zu werten.

Das gleiche gilt für die Rudimentierung des Urdarmes, die schon auf S. 71 erwähnt wurde. Daß der Urdarm

der Säuger, sei er offen oder geschlossen, auch in seinem Lieferungsvermögen gegenüber dem der Anamnier beschränkt ist, indem er bei der Entodermbildung nicht oder höchstens in geringem Grade beteiligt ist, findet sich auch bei den Reptilien, ist demnach ein ererbtes Merkmal. Dagegen ist die Lieferung eines Teiles des Mesoderms durch extraembryonale Zellen, also nicht durch die Wand des Urdarmes — nur bei Mensch und Schaf zu finden — ein cenogenetisches Merkmal. Besonders beim menschlichen Keimling sind die ersten Entwicklungsstadien, soweit sie bekannt sind, cenogenetisch in so ausgiebiger Weise umgebildet, daß man sie nur konstruktiv auf die gleichen Phasen bei anderen Säugetieren zurückführen kann, wie dies Grosser in seinen bekannten Bildern getan hat.

Bei den frühesten Säugerkeimen (Ei, Morula, Blastula, Gastrula) sind also ererbte und erworbene Merkmale in wechselnder Weise gemischt zu beobachten.

2. Embryonalanhänge und Placenta

Bevor wir den Keimling selbst in seiner weiteren Entwicklung verfolgen, sollen die äußerembryonalen Gebilde berücksichtigt werden.

Wenngleich wir den Embryonalhüllen, Amnion und Chorion, sogar der Placenta ähnliche Organe schon bei Wirbellosen verwirklicht finden, die bei einigen Formen in Amnion- und Chorionentwicklung sogar der der Amnioten gleichen und mit denselben Namen belegt werden (Insekten), so dürfen wir diese doch nicht als Vorläufer der gleichbenannten Organe der Amnioten betrachten, da sie den älteren Anamniern abgehen; sie sind durch ähnliche Entwicklungsbedingungen entstanden. Sie sind bei beiden Klassen analog, nicht homolog.

In der Reihe der Vertebraten treten die Embryonalhüllen mit- samt der Allantois unvermittelt bei den Reptilien auf; wie sie im Laufe der Phylogenese entstanden sind, dafür fehlt uns jeder Anhaltspunkt. Bei den Kriechtieren sind also Amnion, Chorion und Allantois cenogenetische Organe, die von den Vögeln und Säugern als palingenetisch übernommen sind.

Diese Anhänge zeigen nun bei den Säugern manche als cenogenetisch zu wertende Besonderheiten.

Besonders auffallend ist bei ihnen die enorme Verschiedenheit der Entstehung von Amnion und Chorion, wenn wir diese mit der bei Sauropsiden beobachteten vergleichen, bei denen sie durchweg als Faltamnion abläuft mit nur geringfügigen Varianten (zeitlich verschiedenes Auftreten von Kopf-, Seiten- und Schwanzfalte). Bei den Säugetieren finden wir aber neben dem Faltamnion das Spaltamnion, bei dem die Amnionhöhle kein Teil des Exocöls ist, sondern ein sekundär durch Auseinanderweichen der Zellen entstandener Hohlraum. Abb. 6 gibt diese

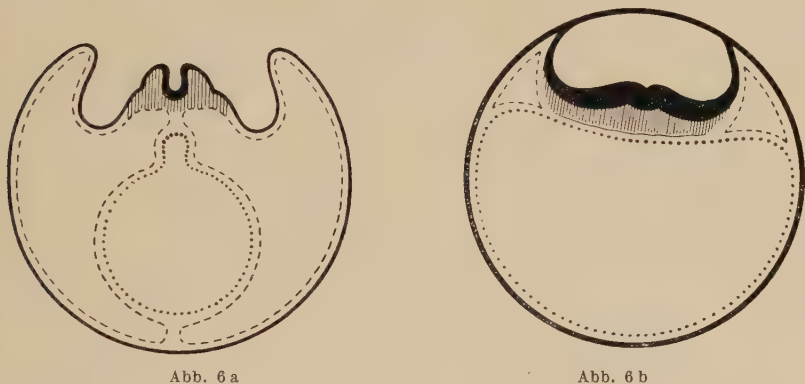


Abb. 6. Verschiedene Bildung der Amnionhöhle bei Säugetieren. a: Faltamnion bei Raubtieren; b: Spaltamnion bei Fledermäusen. Aus Peter (1920)

beiden Typen der Amnionbildung wieder. Welche von den beiden Entstehungsarten die ursprüngliche ist, wird verschieden beantwortet. Ich möchte mit Grosser das Faltamnion für das primitive halten; es leitet sich von der auf die gleiche Weise entstehenden Hülle der Reptilien ab. Das Schizamnion dagegen, das Hubrecht, de Lange und da Costa (auch Bluntschli neigt dieser Ansicht zu) als primär bezeichnen, ist sekundär dadurch entstanden, daß sich auf kleinen Eiern keine Falten zu erheben vermochten, deren Zusammenschluß die Eihüllen hätte liefern können. Daher finden wir das ursprüngliche Faltamnion bei großen Eiern (Kaninchen, Raubtiere), ein Spaltamnion aber bei kleinen Keimen (Fledermaus, Mensch).

Chorion und Allantois besitzen z. B. beim Menschen sekundär entstandene Besonderheiten in Lage und Aussehen.

Der Dottersack, den wir zu den Embryonalanhängen zählen dürfen, zeigt in seiner Bildung bei manchen Säugern die gleiche

cenogenetische Abweichung vom Verhalten bei Reptilien, wie das Amnion: Bluntschli berichtet, daß seine Lichtung bei Hemicephalus und bei vielen anderen Insektivoren durch Spaltung in einer soliden Anlage entsteht; Grosser nimmt dasselbe für den Menschen an.

Nun zur Plazenta!

Obschon wir bereits bei Reptilien Plazenten antreffen, sogar die beiden bei Säugern verwirklichten Formen der Omphalo- und Allantoplazenta — die Fische mit Mutterkuchen kommen nicht in Betracht —, so sind diese Sonderbildungen nicht dem gleichen Organ der Mammalier homolog zu werten: sie haben sich selbständig bei ihren einzelnen Arten entwickelt. Die Plazenta der Säuger hat also nicht als palingenetisches Organ zu gelten.

Wie die phylogenetische Stufenreihe in ihren so verschiedenen Erscheinungsformen zu werten ist, was als primitiv, was als fortgeschritten zu gelten hat, das kann noch nicht sicher beantwortet werden. Die funktionell aufsteigende Reihe in der von Grosser geprägten Einteilung, von der epitheliochorialen über die syndesmochoriale und endotheliochoriale zur hämochorialen entspricht nicht der phylogenetischen Folge. So gibt uns die Plazenta bezüglich ihrer stammesgeschichtlichen Wertung manches Rätsel auf.

Sind diese Anhangsgebilde fertiggestellt, so hängen sie nur durch den Nabelstrang mit dem eigentlichen Embryo zusammen. Jetzt sind die Keimlinge der Amnioten einander ähnlicher geworden als sie früher waren (man denke an frühe Stadien von Kaninchen, Fledermaus, Maus, Mensch), so daß sie vorerst sogar oft schwer zu unterscheiden sind. Die Ernährungsverhältnisse im Körper sind später allorts die gleichen, so daß erheblichere Differenzen im Bau wegfallen und die Entwicklung auch ohne bedeutende Umwälzungen vor sich gehen kann.

Beim Trennen der palingenetischen von den cenogenetischen Merkmalen der Embryonen empfiehlt es sich, erst die äußere Gestalt und dann den inneren Bau zu betrachten.

3. Die äußere Gestalt des Keimlings

A. Gliederung des Körpers

Vergleichen wir einen Säugerembryo mit einem gleich alten Keimling eines Reptils oder auch Anamniers, so erkennen wir

stets die gleichen Organisationsmerkmale: bei allen zerfällt der Körper in Kopf mit Teilen des Nervensystems und des gastro-pulmonalen Apparates sowie mit den großen Sinnesorganen, in den Rumpf mit den animalen und vegetativen Organen, und in Schwanz mit Rückenmark. Dazu kommen bei Gnathostomen die paarigen Gliedmaßen, und bei Tetrapoden der Hals.

Wir finden eine ähnliche Einteilung bei vielen Evertebraten, z. B. bei Insekten. Festsitzende Lebensweise kann sie stark verändern, wie auch Parasitismus. Bei Wirbeltieren können einzelne dieser Körperabschnitte in Wegfall kommen: der Schwanz bei Gymnophionen, beim Menschen; der Hals bei Walen, die Gliedmaßen bei Schlangen. Reste der verlorengegangenen Teile sind oft bei Keimlingen noch aufzufinden: Gliedmaßen bei der Blindschleiche (s. Abb. 3), Schwanz beim Menschen (Abb. 1a).

Bei Säugetieren haben wir in dieser Gliederung eine ererbte Eigenschaft zu erblicken, die aber weitgehend bei den einzelnen Formen modifiziert wird. Dies soll für die Körperabschnitte besonders durchgeführt werden.

a) Der Kopf

Einen abgesetzten Kopf treffen wir bei vielen Wirbellosen an; es ist leicht zu verstehen, daß am Vorderende des Körpers, das bei den Bewegungen vorangeht, die Sinnesorgane und die Aufnahmeapparate für die Ernährung angebracht sind. Er wiederholt sich daher oft im Tierreich (Insekten, Anneliden). Leiten wir die Vertebraten von annelidenähnlichen Vorfahren ab, so könnte man die Absonderung ihres Kopfes als von diesen ererbt ansehen. Die Organisation der Akranier, denen ein echter Kopf noch fehlt, spricht allerdings gegen diese Annahme. Man könnte diesen Mangel ja aus einer Rückbildung erklären, wofür die Entwicklung des Amphioxus aber kein Anzeichen gibt.

Für die Wirbeltiere bleibt die Bewertung des Kopfes stammesgeschichtlich in Frage; die Säugetiere haben ihn natürlich von den Reptilien her übernommen.

b) Der Hals

Als besonderen Körperabschnitt wertet man den äußerlich sichtbaren Hals.

Das Schwimmen gestattet dem Fische keine störende Einschnürung hinter dem Kopfe, ein Hals fehlt ihnen noch, der Kopf geht glatt in den Rumpf über. Die Amphibien verfügen schon über eine Sonderbewegung des Kopfes, so daß sich dieser durch eine geringe Einschnürung vom Rumpfe absetzt, die die Beweg-

lichkeit gestattet. In der weiteren Phylogenese verstärkt sich dieses Erfordernis, um dem Tier einen besseren Überblick über die Umgebung zu ermöglichen. Der Hals erhielt sich bei Reptilien, verlängerte sich nach Bedarf (*Plesiosaurus*), bildete sich aber wieder zurück, wenn das Tier zur Fischgestalt zurückkehrte (*Ichthyosaurus*).

Von den Reptilien übernahmen die Säugetiere den Hals und bildeten ihn weiter um. Dieser Körperteil ist also kein primäres Gebilde, wie Kopf und Rumpf, sondern erst spät in der Stammesentwicklung aufgetreten. Dies läßt auch die Ontogenese erkennen: ein junger Amniotenkeimling besitzt noch keinen Hals, der Kopf geht ohne Grenze in den Rumpf über — er braucht ja auch keinen beweglichen Kopf. Erst allmählich sondert sich ein anfangs noch kurzer Halsteil ab. Morphologisch ist er nichts weiter als ein Übergangsstück zwischen Kopf und Rumpf, dessen Inhaltsorgane bei seiner Rückbildung auf die Nachbarabschnitte verteilt werden.

Der Hals der Säuger ist also ein palingenetisches Gebilde, je nach der Beweglichkeit des Kopfes kurz oder lang. Er ist soweit gefestigt, daß die Siebenzahl seiner Wirbel fast bei allen Arten gewahrt bleibt. Nur bei wenigen Arten wird davon abgegangen: nach *Remane* verfügt *Bradypus* meist über 9 Halswirbel, *Cholepus* über 6, *Tamandua* über 8 (beweglicher Kopf), *Manatus* über 6 (Wassertier). Nimmt das Säugetier als Wasserbewohner wieder die Fischgestalt an, so muß die störende Einschnürung hinter dem Kopf in Wegfall geraten. Den Walen fehlt daher ein äußerer Hals, cenogenetisch — und die 7 Halswirbel sind in verschiedenem Umfange, bei *Balaena* und *Hyperoodon* sogar sämtlich miteinander verschmolzen.

c) Schwanz

Der Schwanz ist ausschließlich Bewegungsorgan und tritt daher nur bei Tieren auf, die dessen zum Schwimmen, als Steuer zum Laufen oder als Greiforgan bedürfen. Da er keine vegetativen Organe beherbergt, kann er sich leicht um-, weiter- oder rückbilden. Obwohl er in dieser Hinsicht ein „bewegliches“ Organ ist, wird er doch in der Phylogenese als altes Gebilde weitergegeben. Die Fische besitzen ihn, die Amphibien übernahmen ihn und bildeten ihn teilweise zurück (Anuren, die ihn aber als schwimmende Larven noch führen). Bei den Reptilien kommt er allen Abteilungen zu. Bei grabenden Arten, die am Hinterende

einen festen Abschluß nötig haben, ist er zum Stemmorgan verkürzt (Amphisbänen). Die Säugetiere behielten diesen palingenetischen Körperanhang und formten ihn in mannigfacher Weise um, so beim Klammeraffen zur 5. Hand. Er schwand bei Primaten als äußerlich sichtbares Gebilde. Weshalb er sich bei Embryonen der „Herrentiere“ wiederholt (beim Menschen ist er gegen Ende des ersten Monats ein respektabler Anhang, s. Abb. 1, b, d), ist nicht leicht zu verstehen.

d) Die Gliedmaßen

Päarige Gliedmaßen sind im Riesenreiche der Wirbellosen sehr verbreitet. In wechselnder Zahl und Gestalt dienen sie den verschiedensten Verrichtungen, zum Laufen, Schwimmen, Fliegen, selbst zur Ernährung oder der Fortpflanzung.

Die zwei Paare Extremitäten haben die Vertebraten aber nicht von diesen ererbt, sondern cenogenetisch erworben, denn die am niedrigsten stehenden Klassen, die Akranier und die Cyclostomen, besitzen sie noch nicht, sie sind eine Neuerwerbung der Gnathostomen. Nichts spricht dafür, daß sie sich bei Amphioxus oder den Neunaugen rückgebildet hätten. Auch ihr spätes Auftreten in der Embryogenese bestätigt diese Auffassung.

Die Extremitäten der Säugetiere sind natürlich als Erbteile von den Reptilien als palingenetische Organe zu betrachten. Cenogenetische Differenzierungen schaffen dann Werkzeuge zum Laufen (Pferd), Klettern (Eichhorn), Graben (Gürteltier), Greifen (Affe), Schwimmen (Wal), Fliegen (Fledermaus).

Von den Kriechtieren übernommen ist auch die Fünffzahl der Strahlen, die oft reduziert wird.

Die Gliederung des Körpers in Kopf, Hals, Rumpf und Gliedmaßen ist von den Wirbeltieren selbstständig entwickelt. Die Säuger haben sie als Erbteil von den Reptilien übernommen und cenogenetisch vielfach umgebaut.

B. Äußeres Relief

An den eben aufgezählten Körperteilen treten oberflächlich Differenzierungen auf, besonders am Gesicht, in der Gegend der Schlundbögen; aber auch der Rumpf und das Analende verlangen Berücksichtigung. Dieses Relief soll nun auf seine Herkunft untersucht werden.

a) Gesicht

Von einem Gesicht können wir schon bei manchen Fischen und bei Tetrapoden sprechen. Bei den Amnioten ist es sehr verschiedenartig gestaltet; bei ihren Keimlingen weist es aber durchgehend große Ähnlichkeit auf.

Die Gesichtsbildung schlägt bei den Amnioten den eigenartigen Umweg über das „Larvengesicht“ mit seinen Gesichtswülsten ein, wie bereits auf S. 86 ausgeführt wurde; s. auch Abb. 4. Die Säugetiere ähneln in diesem Stadium mit ihrem Gesicht einem anderen Amniotenembryo, modifizieren aber die Weiterbildung in cenogenetischer Weise: die Gesichtsfortsätze verwachsen bei ihnen nicht zu einem beiderseits offenen Riechkanal, sondern vereinigen sich auch an ihrem hinteren Ende; die hintere Öffnung, die primäre Choane, entsteht erst durch Einreißen der Mundhöhle und Darmrohr trennenden Lamelle — eine Abweichung, deren funktionelle Bedeutung nicht klar ist.

Die weitere Ausbildung des Gesichtes nimmt bei den Säugetieren verschiedene Wege: in cenogenetischer Umbildung entsteht bald eine die äußeren Nasenöffnungen tragende Schnauze, bald eine abgesetzte äußere Nase mit Mund und Lippen.

b) Die Schlundbogengegend

Mit der Erwähnung der Gesichtswülste sind wir bereits in den Bezirk der Schlundbogen eingedrungen; der erste liefert ja die Kieferfortsätze.

Gehen wir weiter nach kaudal, so stoßen wir auf Bildungen, die auch ihrerseits palingenetische und cenogenetische Merkmale gemischt aufweisen. Die lungenatmenden Amnioten haben den Kiemenapparat der Anamnier übernommen, allerdings schon bedeutend umgebaut: die Kiemen sind völlig geschwunden, der ganze Apparat steht nicht mehr im Dienste der Atmung, sondern nur noch in dem seiner zweiten Aufgabe, endokrine Drüsen, Gefäße und Skeletteile zu entwickeln.

In dieser reduzierten Form haben die Reptilien die Schlundbogen an die Säugetiere weitergegeben. Der Apparat ist bei den Embryonen beider Klassen außerordentlich ähnlich, s. auch hierfür Abb. 1a, b. Bei den Mammaliern treten aber bald cenogenetische Veränderungen ein: Die sich begegnenden ektodermalen Schlundfurchen und entodermalen Taschen öffnen sich bei

Sauropsiden zu Schlundspalten. Bei Säugetieren berühren sich zwar in frühen Stadien die Epithelien der Ein- und Ausbuchtungen, doch reißen die Verschlüßhäutchen, die *Membranae obturantes*, nicht durch, so daß keine offenen Spalten entstehen — eine funktionell unverständliche Besonderheit.

c) Der Rumpf

Eine leichte Modellierung der dorsalen Seite des Rumpfes wird durch die *Ursegmente* verursacht, die deswegen hier zur Sprache kommen, obwohl sie zum inneren Bau des Keimlings gehören. Zum Teil wird dieses Relief wohl nur vorgetäuscht durch das Durchscheinen der kompakteren Somiten durch die zarte Epidermis und verstärkt durch Schrumpfung bei der Fixierung.

Diese *Metamerie des Körpers*, die bei den Vertebraten in erster Ausbildung in Erscheinung tritt, wird zurückgeführt auf die gleiche Gliederung bei den Anneliden und ist daher ein altes palingenetisches Merkmal.

Bei jungen menschlichen Keimlingen gut und gleichmäßig ausgebildet (s. Abb. 1) verlieren die Somiten bald ihre dominierende Stellung; infolge des Dickerwerdens der Haut wird das Oberflächenrelief verwischt und schwindet (s. Abb. 1, d).

d) Das Analende

Eine Umwandlung des äußeren Reliefs spielt sich noch am Analende des Körpers ab. Bei jungen Säugerkeimlingen wiederholt die Kloakenfurche mit ihrem Höcker die gleichen Bildungen der Reptilien. Eine Kloake bleibt nur bestehen bei den Kloakentieren, die von ihr ihren Namen erhalten haben. Bei den übrigen Mammaliern wird sie unterteilt in Anus und Öffnung des Sinus urogenitalis, cenogenetische Veränderungen am palingenetischen Organ, die wieder innerhalb der Säugetierklasse in der verschiedensten Weise variiert werden.

4. Der innere Bau des Keimlings

Sollte die Zuweisung der Organe der Säugetiere zu den palingenetischen oder cenogenetischen Gebilden mit einer gewissen Vollständigkeit geschehen, so müßte man die gesamte vergleichende Anatomie in dieser Hinsicht durchgehen. Dies würde natürlich den Rahmen dieser Mitteilung weit überschreiten. Bildet doch allein schon die Morphologie des Schädels oder der

Zähne eine weit ausgedehnte Wissenschaft. Es kann hier nur darauf ankommen, einige markante Beispiele anzuführen, die zeigen, wie sich ererbte und erworbene Merkmale in den Organen der Säuger mischen. Einiges ist bereits in dieser Beziehung im allgemeinen Teile erwähnt worden, worauf dann hier verwiesen wird, falls nicht ein neuer Gesichtspunkt eine Wiederholung rechtfertigt.

Beginnen wir mit dem

A. Bewegungsapparat

so treffen wir bei Säugetierembryonen reichlich palingenetische Elemente an.

Die *Chorda dorsalis*, die bei den Wirbeltieren die erste Anlage des Axenskeletts liefert, ist ein Organ, das bei vielen Avertebraten auftritt, die mit den Vertebraten zu der großen Abteilung der Chordaten zusammengefaßt werden (Enteropneusten, Tunikaten). Ihre Rückbildung und ihr Ersatz durch gegliederte Elemente ist schon bei Nichtsäugern zu finden, das Axenskelett ist also bei den Mammaliern ein in mehreren Stufen palingenetisches Organ.

Die *Chorda* ist ungegliedert und genügt in dieser Gestalt den Bedürfnissen des Keimlings, wandelt sich aber von ihrer Funktion als Stütze des weichen embryonalen Körpers zu einem Erhalter der Elastizität in Gestalt des Nucleus pulposus in der fertigen Wirbelsäule um. Als Stütze des Körpers wird sie ersetzt durch festere Gewebe, die zugleich im Interesse einer freieren Beweglichkeit gegliedert sind, die Wirbelsäule mit Skelettelementen und Muskeln. Beide Elemente sind primär metamer angeordnet. Aber nur die Segmentierung der Muskulatur entspricht der ursprünglichen Metamerie der Somiten, die der Wirbel entsteht sekundär durch „Umsegmentierung“, indem jeder Wirbel aus 2 halben Ursegmenten verwächst und durch die kranial und kaudal an ihn sich ansetzenden Muskeln bewegt werden kann. Dadurch wird eine ausgiebigere und verfeinerte Bewegung der Wirbelsäule gewährleistet, eine Verbesserung, die schon früh in der Phylogenese eingetreten ist; schon die Fische zeigen sich so organisiert.

Bei den Säugetieren werden auf all diese ererbten Merkmale in weitgehendem Maße verschiedenartige Neubildungen aufgesetzt,

die schon Erwähnung fanden; ich erinnere an die verwachsenen Halswirbel der Wale, an die in hohem Maße wechselnde Anzahl der Schwanzwirbel: Extreme sind Klammeraffen und Anthropoiden.

Bleiben wir bei dem Skelett, so darf nicht umgangen werden das Schicksal des Schädels, dem als Hirnkapsel, als Träger des Anfangsteiles des gastropulmonalen Apparates und der großen Sinnesorgane eine besondere Aufgabe zufällt. In groben Zügen wiederholt er bei den Säugern Hirn- und Gesichtsskelett der Reptilien, ist aber in manchen Stücken cenogenetisch verändert. Viele Knochen der Kriechtiere sind bei den Mammaliern wiederzufinden: Stadtmüller betont dies ausdrücklich für das Os parietale, für das Pterygoid, das Lacrimale, den Vomer, das Maxilloturbinale. Dagegen sind die Ethmoturbinalia Neuerwerbungen, entstanden im Interesse einer gesteigerten Geruchstätigkeit. Ferner möchte ich an die Einbeziehung von Unterkieferbestandteilen in den Dienst des Gehörapparates erinnern: Quadratum und Angulare wurden zu Hammer und Ambos, Gestalt- und Funktionsänderung von palingenetisch übernommenen Skelettstücken.

Auch die Muskulatur baut sich um und verliert ihre primäre Metamerie mehr oder weniger, so daß die Segmentierung oft nur noch bei den Intercostal- und den tiefen Rückenmuskeln gewahrt bleibt.

Die Metamerie verliert sich auch bei den Gliedmaßen; dagegen erhält sich ihre Gliederung in Gürtel und freie Extremität mit ihren Teilstücken allerorts. Zu erwähnen wäre hier noch ein Skelettstück, das sich palingenetisch beim menschlichen Keimling noch isoliert anlegt, das os centrale, aber während der Embryogenese ganz oder teilweise cenogenetisch mit dem os naviculare zu einem einheitlichen Knochen verschmilzt.

B. Das gastropulmonale System

Wie alle großen lebenswichtigen Apparate stellt auch das Darmsystem ein Organisationsmerkmal dar, das sich bei allen Wirbeltieren wiederfindet. Gleichmäßig in der Urform bei jungen Keimlingen gliedert es sich bald in die Folgestücke Kopfdarm, Magen, Darmrohr. Auch deren Einzelteile übernehmen die Säuger von ihren Vorfahren.

Ein besonders schwieriges Kapitel liefern die Zähne, bei denen wir etwas verweilen müssen, da sie zeigen, wie merk-

würdig sich in Organen ererbte und erworbene Eigentümlichkeiten verflechten können. Das homodonte Stiftzahngebiß der Reptilien haben die Mammalier im Laufe der Phylogenese in ein heterodontes umgebildet, und dies wieder in Abhängigkeit von Nahrung und anderen Bedürfnissen weiter differenziert, je nach den Arten in quantitativer und qualitativer Weise: Hypertrophie: Stoßzähne des Elefanten, Rückbildung: Schneidezähne im Oberkiefer des Schafes, vollständiges Fehlen: Bartenwale. Manchmal zeigen sich Rudimente der Zähne noch bei Embryonen, so bei denen der Bartenwale, andererseits muß sich die Eigenheit einer Zahnform bereits beim Keimling einstellen, da der Hartgebilde tragende Keim nicht wachsen kann — so reicht die cenogenetische Veränderung der erworbenen Zahnformen bis in frühe Entwicklungsstadien hinein. Eine besondere Wissenschaft besteht in der Beurteilung einer Zahnform in ihrer Abstammung von weiter oder näher verwandten Säugetiergruppen.

Der Darmkanal selbst wird in seinen Unterabteilungen in sehr verschiedener Weise umgestaltet; man vergleiche den einfachen Magen des Menschen mit dem in verschiedene Organe zerteilten des Rindes oder den mächtigen Blinddarm mit dem langen Wurmfortsatz des Kaninchens mit den rudimentären Organen des Menschen.

Der Atemapparat bildet keine Ausnahme von diesem allgemeinen Prinzip. Bei allen Tetrapoden ist seine Anlage eine ventrale, oft schon bei Beginn gegabelte Ausstülpung des Vorderdarmes. Wie weit seine Phylogenese zurückreicht, wird verschieden beantwortet; nach einer Meinung ist die Schwimmblase der Fische sein Vorläufer. Die Säugetiere fanden bei ihrer Entstehung den Apparat bereits vor und bauten seine Teile um (Kehlkopf, Lunge).

C. Das Urogenitalsystem

Von dem Harnapparat wissen wir, daß alle 3 Generationen, Pronephros, Mesonephros und Metanephros für die Mammalier palingenetische Organe sind, verschiedener Wertigkeit, da sie von den Reptilien, von Fischen und den Cyclostomen entwickelt worden sind. Über den Stammvater dieser Systeme streitet man noch; Amphioxus scheidet jedenfalls als solcher aus. Für die Säugetiere ist zu vermerken, daß Vor- und Urniere als Exkretionsorgane, wenn sie diese Funktion überhaupt ausüben, rein embryonale

Gebilde geworden sind, während die Urniere bei der Eidechse noch im ersten Lebensjahre exzerniert.

Auch den Bau des Nephrons haben die Mammalier von ihren Vorfahren übernommen, allerdings in den feineren Verhältnissen vielseitig umgewandelt.

Von den Geschlechtsorganen will ich nur die den Säugern eigentümliche dauernd oder nur während der Brunst eintretende Verlagerung der Hoden in ein Scrotum erwähnen, einen cenogenetischen Zug in die Entwicklung bringend.

D. Das Endokrinon

Bezüglich der endokrinen Organe haben die Säugetiere nur geringe Neuerungen gebracht: die Thymusknospen sind weniger zahlreich als bei anderen Vertebraten. Zu gedenken wäre noch der merkwürdigen, funktionell unverständlichen Anlage der Thymusdrüse bei verschiedenen Arten aus dem Ektoderm allein (Maulwurf), bei anderen nur aus dem Entoderm (Mensch), bei dem Schwein aber aus beiden Keimblättern.

E. Das Gefäßsystem

Das Gefäßsystem zeigt in seiner Entwicklung besonders deutlich, wie das palingenetische Verhalten verschiedener Wertigkeit, das frühe Stadien aufweisen, durch cenogenetische Um- oder Neubildungen verändert oder ersetzt wird.

Wenn wir erst die außerembryonalen Gefäße betrachten wollen, so finden wir von den Fischen an den Dottersack mit seinen Gefäßen, von den Reptilien an die Allantoisgefäße. Beide Systeme werden von den Säugetieren übernommen, weiter- oder rückgebildet, je nachdem eine Omphalo- oder Allantoplacenta das Hauptnährungsorgan darstellt. Über ihre verschiedenen Formen im Reiche der Mammalier und deren Verhältnis zu einander ist schon auf S. 94 das nötigste gesagt worden. Beim Menschen ist es die Allantoplacenta, die den Stoffwechsel des Fetus zu bewältigen hat. Mit der Abnabelung treten die Allantoisgefäße plötzlich außer Funktion. Da ist auf ein eigentümliches Verhältnis zwischen der Blutmenge des Fetus und des Neugeborenen aufmerksam zu machen. Bei ersterem zirkuliert das Blut teils in seinem Körper, teils in der Placenta und ihren Gefäßen. Mit dem ersten Atemzuge des Neonatus erweitert sich die

Lunge, der Körper ist voluminöser geworden und verlangt mehr Blut. Nachgewiesenermaßen strömt ein Teil des Placentarblutes in das Kind, so daß es besonders bei späterer Abnabelung einen größeren Blutschatz besitzt, als es in utero hatte.

Im Körperkreislauf gehen im Laufe der Genese enorme Umwandlungen vor sich, die das Bild des Kreislaufes vielfach verändern. In jeder Entwicklungsphase stellt es sich anders dar, aber stets entsprechend dem betreffenden Ausbildungsgrad. Dies betrifft Arterien- wie Venensystem und verwischt die primäre bilaterale Symmetrie und Metamerie, die sich nur in Varianten teilweise erhalten kann. Im einzelnen kann hier auf diese Verhältnisse nicht eingegangen werden.

F. Das Nervensystem

Anlage und Entfaltung des Nervensystems wiederholen alterbte Verhältnisse: ein einfaches Nervenrohr entsteht bei allen Vertebraten; die Teilung in Gehirn und Rückenmark, die erste in Onto- und Phylogenese, tritt bei Kranioten auf, in späteren Stadien, die in 2, 3 und schließlich 5 Hirnteile. Die Säugetiere haben diesen Zerfall in Telencephalon, Diencephalon, Mesencephalon, Metencephalon und Myelencephalon als palingenetische Organisation übernommen, die sie in sehr wechselnder Weise quantitativ und qualitativ umgeformt haben. Dies betrifft hauptsächlich das Prosencephalon und das Cerebellum. Im ersteren entfaltet sich besonders das Riechhirn und dann die Hemisphären. Innerhalb der Klasse der Säuger werden diese Teile weitgehend umgemodelt; das Rhinencephalon erreicht bald eine erstaunliche Höhe, wie bei Hund und Gürteltier, bald bildet es sich zurück, wie bei dem mikrosomatischen Menschen und weiter bei den anosmatischen Walen. Eine schwache Ausbildung wird ausgeglichen durch eine stärkere Entwicklung der Großhirnhemisphären, die sich falten und das primär lissencephale in das gyrencephale Hirn umwandeln. Als Verlust läßt sich bei den Säugetieren das Fehlen des Parietalauges der Reptilien buchen.

Natürlich hält mit den äußeren Umbildungen der innere Bau des Hirns Schritt, oder vielmehr, er bedingt sie. Auch in Kernen und Bahnen finden wir alte und neue Züge: das hintere Längsbündel z. B. läßt sich von den Neunaugen an durch die ganze Wirbeltierreihe verfolgen, während der Mensch die Pyramidenbahnen zu einer besonderen Höhe entwickelt hat.

G. Die Sinnesorgane

Für die Sinnesorgane vermissen wir Anknüpfungspunkte bei den Wirbellosen, deren oft ganz ähnlich gebaute Perzeptionsorgane (Auge bei Alciope, bei Cephalopoden) wir nicht als Vorläufer für die gleichen Organe bei Wirbeltieren ansehen können. Die Augen finden wir erst bei Kranioten, die Riechorgane bei Gnathostomen.

Die Genese von Auge und Ohr ist weniger von cenogenetischen Zügen durchsetzt, als die des Riechorganes, auf das wir uns hier beschränken wollen.

Die erste Entwicklung des Geruchsorganes vollzieht sich bei den Säugetieren wie bei Kranioten: das Riechfeld an der Spitze des Kopfes senkt sich zur Grube ein, die sich zum Sack vertieft. Wie auf S. 86 beschrieben wurde, bildet sich durch Verwachsung der Gesichtswülste die primäre Nasenhöhle, deren hintere Öffnung allerdings bei den Mammaliern cenogenetisch erst durch Einreißen einer Membrana palato-(bucco-)nasalis zustande kommt. Auch im Inneren der Nasenhöhle wiegen zuerst palingenetische Züge vor: sehr frühzeitig treten altererbte Modellierungen auf. Auf der medialen Wand senkt sich das Jacobson'sche Organ ein, dessen auf S. 81 ausführlich gedacht wurde.

Der Muschelapparat in der Nasenhöhle ist palingenetischer und cenogenetischer Herkunft. Die ererbten Gebilde legen sich zuerst an, das Maxilloturbinale, die untere Muschel des Menschen, homolog der einzigen Saurier, dann das Nasoturbinale, vielleicht vergleichbar der zweiten Concha der Krokodile und Vögel — beim Menschen sich rückbildend. Für die makrosmatischen Säuger genügt aber die von diesen Wülsten gebotene Fläche nicht, weshalb sich von der medialen Wand neue Einragungen abgliedern, die als Neubildungen in ihrer Ausbildung enorm differieren, beim mikrosmatischen Menschen wieder einfache Gestalt annehmen.

Auch das System der Sinnesorgane fällt in der Durchmischung von ererbten und erworbenen Merkmalen nicht aus dem Gesamtbild des ganzen Körpers heraus.

Schlußwort

Die Beziehungen von Palingenese und Cenogenese zum biogenetischen Grundgesetz

In den vorliegenden Zeilen wurde der Versuch unternommen, zu untersuchen, wie sich palingenetische und cenogenetische Merkmale in der Ontogenese im allgemeinen und bei den Säugetieren im besonderen mischen. Fragen wir nun, welche Eigenschaften sich als palingenetisch vererbt haben, so kommen wir zu der Antwort, daß sich nur das erhielt, was dem betreffenden Tiere in seiner Umwelt lebensdienlich war, daß aber das schwand oder umgebaut wurde, was seiner Lebensfähigkeit entgegenstand. So ist die ursprüngliche Fünfstrahligkeit von Hand und Fuß beim Menschen unverändert geblieben, weil sie für Gehen und Greifen tauglich und notwendig war.

Es liegt nahe, bei derartigen Betrachtungen an Häckels biogenetisches Grundgesetz zu denken und festzustellen, wie es sich zu unseren beiden Begriffen verhält, zumal diese von Häckel, ausgehend von seinem Gesetz, geprägt worden sind.

In der früheren Fassung besagte das Gesetz in Häckels eigenen Worten: „Die Ontogenese ist die kurze und schnelle Rekapitulation der Phylogenese ... Das organische Individuum ... wiederholt während des raschen und kurzen Laufes seiner individuellen Entwicklung die wichtigsten von denjenigen Formveränderungen, welche seine Vorfahren während des langsamen und langen Laufes ihrer paläontologischen Entwicklung ... durchlaufen haben.“ Es fehlen in dieser Definition die cenogenetischen Veränderungen, die die Embryonen der Nachkommen in ihrer neuen Umwelt erleiden mußten. Hier hilft Fr. Müller aus, der diesen zu ihrem Recht verhilft: „Die in der Entwicklungsgeschichte erhaltene Urkunde wird allmählich verwischt, indem die Entwicklung einen immer geraderen Weg vom Ei zum fertigen Tier einschlägt, und sie wird häufig gefälscht durch den Kampf ums Dasein, den die freilebenden Larven zu bestehen haben.“

In dieser Formulierung, die sich auf den ganzen Organismus bezieht, ist das Gesetz natürlich nicht aufrecht zu erhalten. Wenn wir uns dagegen auf einzelne Apparate beschränken, so finden wir, daß es vielfach Gültigkeit besitzt, indem nämlich bei Em-

bryonen einer Art Organe entwickelt werden, wie sie, natürlich voll ausgebildet, die Vorfahren im geschlechtsreifen Zustand besessen hatten.

Damit kommen wir in Übereinstimmung mit dem Hauptgedanken dieser Studie zu einer biologischen Deutung von Häckels Grundgesetz, wie ich sie schon 1920 in meinem Buche „Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte“ ausführlich dargelegt hatte. Es ist aber hier der Platz, nochmals auf dieses Problem zurückzukommen, besonders die hier schon mehrfach gestellte Frage zu beantworten: inwiefern ist es für den Keimling lebensnotwendig, vorübergehende Stadien nochmals zu durchlaufen? Damit verstehen wir erst das Gesetz auch vom finalen Standpunkte aus.

Natürlich können wir nicht die ausgestorbenen Vorfahren auf ihren Bau hin untersuchen, können aber in der Reihe der Wirbeltiere bleiben und finden die fraglichen Organe bei „niederer“ Klassen noch bei der Endform in voller Tätigkeit, bei „jüngeren“ aber nur im Embryonalzustande.

Wir beschränken uns hier nur auf 3 besonders markante und einer Erklärung zugängliche Beispiele, auf den Harnapparat, das Herz und den Schädel.

Im Harnapparat (s. auch S. 102) finden wir sogar 2 Generationen von embryonalen Organen, die phylogenetisch und ontogenetisch aufeinander folgen: Die Vorniere und die Urnieren. Erstere ist das Exkretionsorgan der Cyclostomen und legt sich bei den anderen Vertebraten an, um nach verschieden hoher Ausbildung bis auf den bleibenden Vornierengang zu schwinden. Sie ist für normale Entwicklung der benachbarten Gewebe induktiv verantwortlich und hat weiterhin, wie gesagt, durch den Vornierengang den Nachnierengang zu bilden. Auch die Urnieren dient dem Keimling in frühen Stadien durch induktive Beeinflussung der Nachbarschaft. Später sezerniert sie bei einigen Amnioten während des Embryonallebens, bei der Eidechse noch im ersten Lebensjahre; bei Fischen und Amphibien ist sie das endgültige Harnorgan. Am spätesten legt sich bei Amnioten die Nachnieren an. Die Stufenleiter der drei Nieren ist also in Phylogenie und Ontogenie die gleiche: Vor-, Ur- und Nachnieren, das biogenetische Grundgesetz einwandfrei beweisend. In Erhaltungs- und Gestaltungsfunktion erhalten sie das Leben des Keimlings und bilden ihn bis zur Endform aus.

Ebenso verhält es sich mit dem Herzen: Über einen einfachen Herzschlauch und einen einfachen Kreislauf verfügen die Fische im fertigen Zustande, die Tetrapoden nur als Embryonen; da beide keine Lunge haben, die ein besonderes Herz und einen eigenen Kreislauf verlangt, so begnügen sich Fische wie Keimlinge der Amnioten mit einem Herz und Kreislauf. Nach der Geburt oder dem Auskriechen aus dem Ei atmen letztere durch die Lungen, und es entsteht auf kompliziertem Wege als Neuigkeit Doppelherz und doppelter Kreislauf.

Endlich wiederholen die Larven und Embryonen der Tetrapoden das knorpelige Chondrocranium der Knorpelfische im Durchgangsstadium des Primordialcraniums. Sie haben dieses notwendig, um dem Kopfe eine gewisse Festigkeit zu verleihen. Zugleich ist der Knorpel weicher als der festere Knochen und dient der weiteren Entwicklung darin, daß er bei dem schnellen Wachstum seine Maße auch intussusceptionell vermehren kann, Knochen nur an seiner Oberfläche. Die endgültige je nach den Lebensumständen des Tieres verschieden weit gehende Ossifikation des Schädels schließt die Entstehung der Kopfentwicklung ab.

Interessant ist das Eingreifen der Lebensumstände in die frühen Stadien des Primordialstadiums. Bei den frei lebenden Larven der Anuren und Urodelen ist eine festere Schädelkapsel nötig, die ihnen durch ein kräftig entwickeltes Primordialcranium geboten wird. Die Larven der Gymnophionen bilden sich aber zum großen Teil im Ei aus; in dieser Weise sich geschützt entwickelnd bedürfen sich keines festen Knorpelgerüsts, und ihr Primordialcranium ist daher auf dünne schwache Spangen reduziert.

Auf Grund dieser Erwägungen können wir dem biogenetischen Grundgesetze die folgende Fassung geben: Einzelne Organe „höherer“, d. h. in der Stammesgeschichte später aufgetretener Tierformen wiederholen im Keimling Gebilde niederer, d. h. früher erschienenener Tiere, bei denen sie im ausgebildeten Zustande funktionierten; doch beschränkt sich dieses Verhalten auf Organe, die dem Keimling nützlich sind und seine Entwicklung fördern. Die Ontogenese ist also in einzelnen Merkmalen eine verkürzte und durch ceno-genetische Einflüsse sehr stark veränderte Phylogenese.

Nun gibt es aber noch Organe beim Embryo, die überhaupt nicht für ein erwachsenes Tier denkbar sind, wie die Eihüllen der Amnioten. Auch bei diesen kann man an das biogenetische Grundgesetz denken, allerdings nicht in der Urform, daß jüngere Formen die Organe älterer erwachsener Arten wiederholten. Dann passen sie eben nicht in das Gesetz hinein. Und doch darf man für sie die Begriffe palingenetisch und cenogenetisch verwenden. Amnion und Chorion sind bei den Reptilien zuerst aufgetreten, sind bei ihnen Neubildungen, die der Embryogenese etwas Neues zufügten, und verdienen daher den Beinamen cenogenetisch. Die Säugetiere übernahmen diese Hüllen, für sie sind sie also palingenetisch. Nur muß man sich dessen bewußt sein, daß sie diese ererbten Bildungen nicht von der Endform ihrer Ahnen bekamen, sondern von deren Embryonalstadien. Die beiden Begriffe palingenetisch und cenogenetisch decken sich nicht mit den Anforderungen des biologischen Grundgesetzes; sie sind die weiteren Begriffe, da unter sie auch rein embryonale Organe fallen, wie sie erwachsene Tiere nie besessen haben können.

Unsere Hauptfrage nach der Mischung von palingenetischen und cenogenetischen Merkmalen beim Keimling hat nur eine beschränkte Beziehung zum biogenetischen Grundgesetz — doch ist es von Wert, ihre Stellung zu ihm klarzulegen.

Dagegen kann es nicht unsere Aufgabe sein, die von mehreren Forschern gegen diese Gesetze erhobenen Einwände zu erörtern.

Zusammenfassung

Eingangs wurden die Begriffe palingenetisch und cenogenetisch in ihren Beziehungen zueinander besprochen und besonders darauf hingewiesen, daß sie relativer Natur sind, indem ein Organ in einer Hinsicht palingenetische Eigenschaften zeigt (das Bein des Pferdes), in einer anderen cenogenetische (das Pferdebein als einhufiges). Das gleiche gilt auch für embryonale Teile.

Im ersten Abschnitt wurde ausgeführt, wie sich ererbte und erworbene Charaktere bei Arten, Stadien und in Organen mischen. Sie sind nicht an bestimmte Arten, Entwicklungsphasen oder Organe gebunden, sondern wechseln einander in unregelmäßiger Folge ab und sind vereinigt in jeder Species, jedem Stadium und

jedem Apparate, und zwar in engster Übereinstimmung mit der jeweiligen Umwelt. Ein besonderes Kapitel bespricht diese lebenserhaltende Bedeutung aller Merkmale für den Keimling.

Im zweiten Teile wurde dies für die Individualentwicklung der Säugetiere durchgeführt, vom Ei an in Stichproben die ganze Ontogenese durchlaufend. Am Ei, an Morula, Blastula und Gastrula wurden die ererbten und erworbenen Eigenschaften aufgesucht, sodann auch an den Anhangsgebilden und am Keimling selbst, an seiner Gestalt, seiner Gliederung, seinem äußeren Relief und seinem inneren Bau.

Zum Schluß wurde noch auf die Beziehungen unserer beiden Begriffe zu Häckels biogenetischem Grundgesetz hingewiesen.

Schrifttum

Baer, C. E. v.: Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Königsberg, 1828—1837. — Bluntschli, H.: Die Frühentwicklung eines Centetiden (*Hemicentetes semispinosus*). Rev. Suisse Zool. **49** (1937). — Böker, H.: Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. 1. Jena, 1935. — Fahrenholz, C.: Über die Entwicklung des Gesichtes und der Nase bei der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*). Morph. Jb. **54** (1925). — Gegenbaur, C.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig (1901). — Haeckel, E.: Generelle Morphologie der Organismen. Berlin (1866). — Hertwig, O.: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena (1906). — Heusser, C. H. und Streeter, G. L.: Early stages in the Development of pig embryos from the period of initial cleavage to the time of the appearance of limb-buds. Contrib. Embryol. Carn. Inst. Washington Nr. **304** (1929). — Keibel, Fr.: Das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese. Erg. Anat. **7** (1898). — Ders.: Normen tafeln zur Entwicklung der Wirbeltiere. Jena. — De Lange, D. jun.: Placentarbildung. Handb. vergl. Anat. **6** (1920). — Mehnert, E.: Kainogenese als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien. Morph. Arb. **7** (1897). — Müller, Fr.: Für Darwin. Leipzig (1864). — Rabl, C.: Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Z. wiss. Zool. **67** (1899). — Ders.: Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere. Leipzig (1910). — Remane, A.: Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. Handb. vergl. Anat. **6** (1944). — Schnakenbeck, W.: In Grimpe und Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee. 1927. — Spitzer, A.: Der Generationswechsel der Vertebraten und seine phylogenetische Bedeutung. Erg. Anat. **30** (1933). — Stadtmüller, F.: Krania und Visceralskelett der Säugetiere. Handb. vergl. Anat. **11** (1934).

Das Cingulum und seine funktionelle Bedeutung

Mit besonderer Berücksichtigung der funktionellen Anatomie
des Stirnhirns

Von

Wilhelm Pfuhl¹

Mit 9 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 2. April 1954)

Das Cingulum ist, soweit ich feststellen konnte, zu Anfang des vorigen Jahrhunderts von Burdach erstmalig beschrieben und benannt worden. In den folgenden Jahrzehnten wurde es oft nach makroskopischen Präparationen beschrieben. Im letzten Viertel des 19. Jahrhunderts kam das Studium mit Hilfe von Serienschnitten, Rekonstruktionen, Markscheidenfärbungen und meisterhaften Imprägnierungen (Golgi, Cajal u. a.) hinzu, so daß 1895, als Déjerine sein Standardwerk über das Zentralnervensystem veröffentlichte, für sehr viele Hirnstrukturen ein nicht mehr zu übertreffender Höhepunkt der Kenntnisse erreicht wurde. Déjerine widmet dem Cingulum vier große Seiten Beschreibung und gibt dazu auch zwei Abbildungen, die allerdings nicht besonders gut sind.

Man begnügte sich damals — vor 1900 — mit möglichst genauer Darstellung der Morphologie und fragte nicht viel nach der funktionellen Bedeutung der Strukturen. Etwa seit der Jahrhundertwende änderte sich die Einstellung der anatomischen Forschung. Erst gewann die vergleichende Anatomie einen großen Einfluß, dann, ungefähr von 1920 ab, stand die Frage nach der Funktion der anatomischen Strukturen im Vordergrund. Wenn eine morphologische Einzelheit weder auf dem einen noch auf dem andern Gebiete besondere Bearbeitungen erfuhr, so verlor sie

¹ Anschrift d. Verf.: Regensburg — Prüfening.

an Interesse und wurde stiefmütterlich behandelt. Sie wurde dann in den Lehrbüchern in wenigen Zeilen abgetan, manchmal ganz vergessen.

So erging es auch dem Cingulum. Selbst in großen wissenschaftlichen Abhandlungen wurde es nicht mehr erwähnt. Klingler hat in seiner Monographie über die Ammonsformation das Cing. völlig vernachlässigt, obwohl es gerade zu dieser Formation in innigster Beziehung steht, er spricht nur vom Mark des Gyrus hippocampi, von Marklamellen, usw. In der sonst so vortrefflichen Physiologie des Nervensystems von Fulton wird das Cing., obwohl es eine der Hauptbahnen des Gehirnes ist, überhaupt nicht behandelt.

Das Cing. verbindet in der Hauptsache die Hippokampusformation mit der Stirnhirnrinde. Die Hippokampusformation war für physiologische Untersuchungen durch ihre versteckte Lage fast unzugänglich, zudem hemmte die fixe Idee, daß Mandelkern und das ganze Hippokampusgebiet „tertiäre Riechzentren“ wären, und daß sie sich als solche in Rückbildung befänden, die Forschung. So stand es in den Lehrbüchern, so lernten es die Studenten und glaubten daran. Warum sollte man sich mit einem rudimentären Gebilde, einem Relikt uralter Vorfahrenzeit, befassen? Über das Stirnhirn wußte man bis 1914 fast nichts. Dies wurde noch 1912 auf der Anatomentagung in München von Brodmann zum Ausdruck gebracht.

Der erste Weltkrieg aber bot die Möglichkeit, die Ausfälle bei Stirnhirnverletzungen zu studieren und daraus auf die normalen Funktionen zu schließen. Besonders hervorzuheben sind die großen Arbeiten von K. Kleist und Feuchtwanger. Anfangs wurden diese Forschungsergebnisse angezweifelt, aber sie wurden durch die nun mit aller Macht einsetzende, besonders in USA mit großen Mitteln betriebene experimentelle Forschung größtenteils bestätigt.

Schließlich kamen die vielfältigen Erfahrungen hinzu, die in aller Welt mit der von Egas Moniz angegebenen, unter dem Namen der präfrontalen Lobotomie oder Leukotomie bekannt gewordenen Operation gesammelt wurden. So kommt es, daß wir über das Stirnhirn jetzt eine ganze Menge wissen.

Aber auch in der Erforschung der Hippokampusformation bereitet sich ein Umschwung vor. Zunächst wurde durch sorgfältige Untersuchungen festgestellt, daß es sich bei diesem

Teil des Urhirnes nicht etwa um verkümmerte, in der phylogenetischen Entwicklung zurückgebliebene Hirnabschnitte handelt, wie bei den Regionen, die dem Oralsinne (Edinger) und dem Riechapparat tatsächlich zugeordnet sind. Die Hippokampusformation ist beim Menschen anscheinend vollkommener entwickelt als bei den Affen, auch den Menschenaffen (Tilney, Klingler). Die Hippokampusformation soll trotz ihres stammesgeschichtlichen Alters, ebenso wie die jüngeren Formationen Parietal- und Frontalhirn, zu den progressiv entwickelten Hirnteilen des Menschen gehören. Damit ist ganz ausgeschlossen, daß es sich hier nur um tertiäre „Riechzentren“ handelt. — Über die mutmaßliche Funktion der Alhirnteile wird später berichtet werden.

Das Cing. erlangt als Verbindungsbahn zwischen ältesten und jüngsten Teilen des Gehirnes besondere Bedeutung. Wir werden sehen, daß das hauptsächlich für den Menschen gilt, bei dem das vordere Stirnhirn voll entwickelt ist, während bei Tieren mit fehlendem oder schwach entwickeltem präfrontalen Gebiet ein Cing. zu fehlen scheint.

I. Morphologischer Teil

Arbeitsmethoden

Bei der Darstellung des Cing. und seiner Verbindungen bediente ich mich der alten Faserungsmethode, die mit einem stumpfen Instrument ausgeführt wird. Ich benutzte dazu das blattförmige Ende einer möglichst kleinen Myrtenblattsonde und war mit diesem Instrument sehr zufrieden. Das Vorgehen im einzelnen wird im Hauptteil beschrieben.

Gern hätte ich den Verlauf einiger Bahnen an mikroskopischen Serienabschnitten nachgeprüft, aber dazu hatte ich nicht die Möglichkeit. Ich glaube auch, daß der Wert markscheidengefärbter Serienschritte oft überschätzt wird. Insbesondere werden Fasern mit sehr dünnen Markscheiden mit dieser Färbung ganz unzulänglich dargestellt, und auf solche Bahnen kommt es oft sehr an! So ist z. B. in dem Atlas von Riley (Schnitte durch die Basalganglien) sehr wenig von den wichtigen Bahnen zu sehen, die vom dorsomedialen Thalamuskern ausgehen.

Übersicht über das Cingulum

Wir schildern das Cing., ausgehend von den phylogenetisch ältesten Hirnteilen, vom Hippokampus und Mandelkern, bis zum jüngsten Hirngebiet, der präfrontalen Region. Indem wir bei der Schilderung in einer bestimmten Richtung vorgehen, wollen wir nicht behaupten, daß die Impulsleitung nur in dieser Richtung

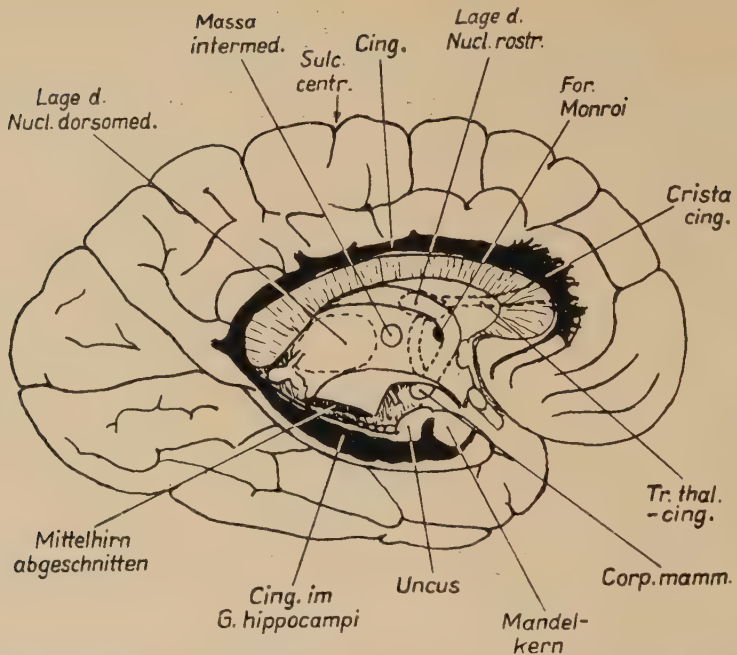


Abb. 1. Mittelschnitt des Gehirns, linke Hemisphäre, schematisiert. Die Lage des Cing. ist schwarz eingezeichnet, die Lage des Nucl. dorsomedialis, des Nucl. rostralis und der Verbindung vom Corp. mammillare zum Cing. ist gestrichelt angedeutet.

stattfände. Es ist vielmehr wahrscheinlicher, daß im Cing. auch absteigende Fasern verlaufen.

Das Cing. ist fast in seinem ganzen Verlauf ein kräftiges, faserreiches Bündel, im Durchschnitt etwa 5 mm dick, bald unregelmäßig rundlich, bald abgeplattet. Vor dem Balkenknie, wo die zahlreichen Frontaläste abgehen, ist das Cing. oft keulenförmig verdickt, um unmittelbar darunter in einen ziemlich dünnen Strang überzugehen, der bis zur Area olfactoria verläuft.

Das Cing. wird vielfach von querverlaufenden Fasern anderer Systeme durchbohrt und erscheint an solchen Stellen verdickt und aufgelockert. Besonders auffällig ist dies im G. hippocampi, wo das Cing., wie auch Déjerine betont, spindelig aufgetrieben ist und den größten Teil der weißen Substanz in diesem Gyrus ausmacht.

Das Cing. liegt im G. fornicatus (hippocampi + cinguli) und wird meist sichtbar, wenn man die Rinde und eine dünne Schicht Assoziationsfasern entfernt hat, in etwa 2 bis 5 mm Tiefe, von der medialen Oberfläche ab gerechnet. Wo der G. fornicatus von einer

tiefere Furche gekreuzt wird, macht das Cing. einen lateralwärts gerichteten Bogen, so häufig unter dem Balkenwulst. Dem Balken liegt das Cing. vom Splenium bis zum Rostrum dicht an; ich habe von dieser Regel nie eine Abweichung gesehen. Vom Seitenventrikel ist es durch die Dicke der Balkenfaserung getrennt.

Vor dem Balkenknie oder etwas darüber treten von der Seite her in das Cing. die aus dem Hypothalamus über den Nucl. rostralis thalami verlaufenden Bündel ein; sie müssen einen weiten Bogen um den Kopf des Schweifkernes und um das Vorderhorn des Ventrikels machen. Von dieser gleichen, etwa 4 cm langen Strecke gehen auch die zahlreichen Frontaläste ab. Man hat den Eindruck, daß damit das eigentliche Cing. zu Ende ist, und daß der dünne Fortsatz nach der Area olfactoria hin ohne größere Bedeutung ist.

Das Cingulum im Lobus temporalis

Im Schläfenlappen haben wir zwei längsverlaufende Assoziationsbündel: das Cing. und den Fasc. temporooccipitalis. Beide sind untereinander verbunden und verlaufen eine Strecke weit nebeneinander, was zu irrtümlichen Deutungen Anlaß gegeben hat (Abb. 2).

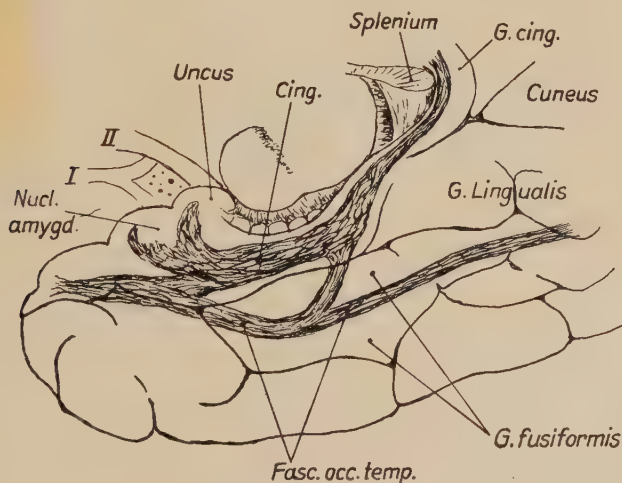


Abb. 2. Rechter Schläfenlappen von unten und ein wenig von medial gesehen. Der Lappen ist unpräpariert, aber durchsichtig gedacht, das Cing. mit seinen beiden Ursprüngen im Mandelkern und über dem Uncusdivertikel sowie der Fasc. occ. temp. und die Hauptverbindungszweige sind nach anderen Präparaten eingezeichnet. Die Nachbarschaft nur angedeutet: Tr. olfact., Area olfact., Tr. opt., Mittelhirnschnitt, Balkenwulst. Zu beachten: Das Cing. liegt ganz oberflächlich im G. hippocampi, der Fasc. occ. temp. ganz tief in der weißen Mitte des Schläfenlappens, nur vorn nähert er sich dem Cing.

Der temporale Teil des Cing. verläuft im G. hippocampi und macht, so scheint es wenigstens, den größten Teil seiner weißen Substanz aus. Man muß beim Präparieren sehr vorsichtig vorgehen. Die Rinde ist hier sehr dünn, und wenn ihr auch außen und innen eine weiße Faserschicht anliegt, so braucht man doch nur etwa 2 bis 3 mm tief einzudringen, bis man auf das Cing. stößt. Dies erscheint hier mächtig aufgetrieben, stellenweise fast 1 cm dick. Wenn wir es aber recht sauber herausfasern, so erkennen wir geflechtartig verbundene Bündel, die so weit gelockert und auseinandergedrängt sind, daß zahlreiche querverlaufende, nicht zum Cing. gehörige Faserungen durchtreten können. Es handelt sich wohl hauptsächlich um Assoziationsfasern, die den G. fusiformis mit dem G. hippocampi verbinden, und denen das Cing. den Weg versperrt.

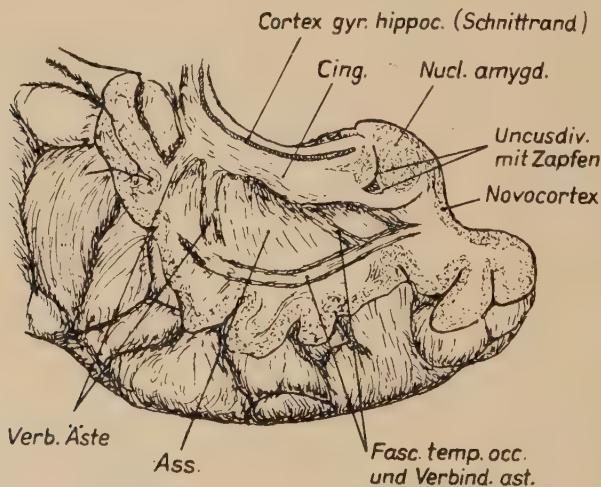


Abb. 3. Linker Schläfenlappen, von unten und ein wenig von medial. Nach Herausfaserung des Cing. und des Fasc. temp. occ. wurde durch Flachschnitte vom Cing. so viel abgetragen, bis der Mandelkern und das Unkusdivertikel nebst Zapfen (Klingler) angeschnitten waren. Der sichelförmig gekrümmte vordere Ast des Cing. dringt umfassend in die Mandelkernsubstanz ein. Ass. = Assoziationsfaserplatte zwischen G. fusiformis und G. hippocampi; auch die vier gezeichneten Verbindungsäste sind vielleicht nur zusammengefaßte Bündel von kurzen Assoziationsfasern. —

$\frac{3}{4}$ nat. Gr.

Das Cing. folgt im Temporallappen dem Verlaufe des Seitenventrikels (Unterhorn). Wo der Ventrikel vor den Digitationes hippocampi medialwärts umbiegt und mit dem Unkusdivertikel (Klingler) endet, macht ein Ast des Cing. den Verlauf genau mit und endet ebenso plötzlich wie der Ventrikelspalt (Abb. 2—5). Dies Verhalten ist auch von Déjerine richtig geschildert, aber

falsch abgebildet worden. Ein zweiter Ast, dessen relative Stärke schlecht abzuschätzen ist, verläuft abgeflacht und löffelförmig ausgehöhlt weiter nach vorn und umgreift den Nucl. amygdalae, in den er sich mit weißen Zapfen einsenkt (Abb. 3 und 4). Weiter geht das Cing. nicht nach vorn, und alle Behauptungen, daß es den frontalen Schläfenlappenpol erreiche, sind falsch. Es handelt sich um eine Verwechselung mit dem Fasc. temp. occ. Dies Bündel ist in der Tiefe des Schläfenlappenmarkes leicht herauszufasern, es ist durch mehrere variable platte Faserzüge mit dem Cing. verbunden und verläuft in der Höhe von Unkus und Mandelkern dicht neben dem Cing., so daß man hier die zusammengefaßte Fasermasse für ein einziges Bündel halten könnte. Dieser Irrtum ist sicher oft vorgekommen und hat zu der Behauptung geführt, daß das Cing. bis zur Spitze des Schläfenlappens reichte. — Ob die erwähnten Verbindungsbündel wirklich in das Cing. eintreten, oder ob es sich hier auch um durchtretende Fasern handelt, ist makroskopisch nicht zu entscheiden.

Der Ursprung des Cing. aus dem Mandelkern

Von größtem Interesse ist der Ursprung des Cing. aus dem Mandelkern und aus der Hippokampusregion.

Der Mandelkern ist eine große, annähernd kugelige oder etwas abgeplattete Masse, die aus mehreren Teilkernen besteht und einen größten Durchmesser von sicher 2 cm hat. Ich habe, ohne nach dem größten Durchmesser zu suchen, doch regelmäßig Maße von 1,3 bis 1,7 cm gefunden, wobei abseits liegende graue Zellhaufen nicht mitgemessen wurden. Der Kern liegt, wenn man die üblichen Bezeichnungen der anatomischen Atlanten zugrunde legt, im vordersten Teil des G. hippocampi, unmittelbar vor dem frontalen Ende des Ammonshornes und von diesem durch den hakenförmig umbiegenden, divertikelartig vertieften Ventrikelspalt getrennt. In den Ventrikel wölbt sich der Mandelkern ein wenig vor, er hat hier einen weißen Überzug, der sich mit dem Cing. verbindet. Der Kern füllt einen flachen Hügel aus, der sich nach der Inselschwelle und der Area olfactoria (Subst. perforata ant.) hin vorwölbt. Am unpräparierten Gehirn kann man sich nach der A. carotis int. (Beginn der A. cerebri media) orientieren, auch nach dem Tractus opticus, dicht hinter dem Chiasma. Beim älteren Embryo sind auf dem Hügel zwei rudimentäre Gyri zu

unterscheiden, *G. ambiens* und *G. semilunaris*; später ist kaum etwas davon festzustellen. Der vorderste Punkt des Kernes bleibt hinter einer durch den vorderen Pol des Schläfenlappens gelegten Frontalebene mindestens $1\frac{1}{2}$ cm zurück. Es ist also ungenau zu sagen, daß der Mandelkern in der Spitze des Schläfenlappens läge.

Die Farbe des Mandelkernes ist ziemlich hellgrau; er hebt sich nicht sehr deutlich von der Marksubstanz ab. So ist es zu verstehen, daß der große Kern, den man doch eigentlich nicht übersehen dürfte, auf vielen Lehrbuchabbildungen, auf denen er unbedingt angeschnitten sein müßte, einfach nicht dargestellt ist (z. B. auf mehreren Abbildungen im Atlas von Sobotta).

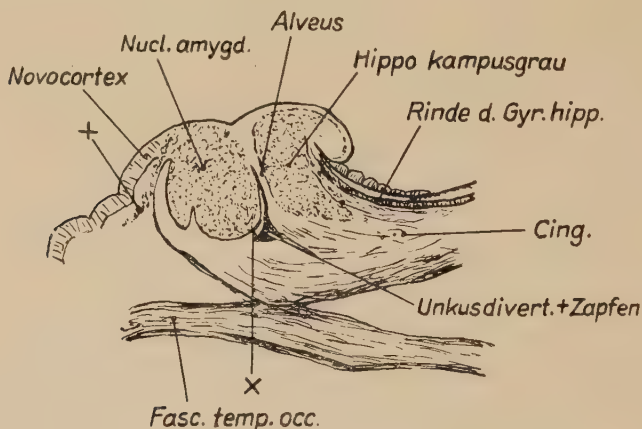


Abb. 4. An einem rechten Schläfenlappen sind von unten her durch Flachschnitte Mandelkern, Unkusdivertikel und Hippokampusgrau freigelegt, dann wurde der noch vorhandene Teil des Cing. und des Fasc. temp. occ. herausgefäsert. + = Abseits liegende Zellgruppe von der Farbe des Mandelkernes. Novokortex mehr gelblichgrau gefärbt. X = Weißer Überzug des Mandelkernes, nach dem Unkusdivertikel hin. — Nat. Gr.

Nach der Inselschwelle zu scheint der Kern, bei makroskopischer Betrachtung, die Oberfläche zu erreichen. Wo weiter lateralwärts der Novokortex beginnt, ist dieser sehr deutlich abgegliedert, auch anders gefärbt. Ein frontaler Querschnitt, der genau durch die Inselschwelle geführt wird, wirkt sehr verwirrend, denn der Mandelkern hängt, direkt oder indirekt, zusammen mit den grauen Schichten von Unkus und Hippokampus, mit dem basalen Grau der Inselschwelle und der Area olfactoria, mit dem Claustrum und Pallidum. Bis zum Hypothalamus hin ist keine mit bloßem Auge sichtbare Abgrenzung in den grauen Massen vorhanden.

Wie schon erwähnt, umgreift das vordere Ende des Cing., verbreitert und löffelförmig ausgehöhlt, den Mandelkern von unten und lateral. Es dringt, hakenförmig umbiegend, mit einem zu-

geschärften Keil in die Substanz des Mandelkernes ein, ziemlich weit frontalwärts, aber doch so, daß sich zwischen Novokortex und Cing. noch ein schmaler Streifen grauer Kernsubstanz einschleibt (Abb. 4). Vorher gibt das Cing. schon einen keilförmigen Fortsatz in den Kern ab, und es ist wahrscheinlich, daß auf anders geführten Schnitten wieder andere Fortsätze des Cing. in der Mandelkernsubstanz sichtbar werden. Auf jeden Fall ist der Mandelkern mit dem Cing. in reichlichster, geradezu massiver Weise verbunden.

Déjerine berichtet, daß Meynert und Huguenin den Ursprung des Cing. aus dem Mandelkern beschrieben hätten. Er selbst scheint diese Ansicht nicht geteilt zu haben.

Klingler hat die Verhältnisse auf mehreren Abbildungen ganz entsprechend dargestellt, er spricht aber nur vom „Mark, basal vom Nucl. amygdalae“. Das Cing. scheint für ihn nicht zu existieren.

Die Ursprünge in der Hippokampusformation

Nach kurzem Verlauf nach rückwärts erreicht die Mandelkernwurzel des Cing. die Unkusregion und vereinigt sich dort mit der zweiten Wurzel, die hakenförmig gekrümmt über der Unkusbucht des Unterhorns ihren Ursprung nimmt. In den Abb. 3 und 4 ist sie größtenteils entfernt, um das für die Orientierung wichtige Divertikel und den „Zapfen“ (Klingler) zu zeigen. Diese Wurzel ist sofort ein starkes, gut abgrenzbares Bündel, das sowohl aus der weißen Lamelle, die die hintere Wand des Mandelkernes überzieht, als auch aus dem Alveus des vordersten Hippokampus entspringt.

Das Cing. folgt nun, sich stark verdickend, genau der Umschlagsfalte des *Diverticulum subiculi*, falls ein solches vorhanden ist. In den Lehrbüchern ist es erstaunlicherweise fast immer vorhanden (so bei Déjerine, Kölliker, Spalteholz, Sobotta, Benninghoff, Clara), wenn es auch meist nicht bezeichnet ist. Ich habe früher auf diesen Divertikelspalt nicht geachtet, und bei den für diese Arbeit benutzten Gehirnen war er nicht vorhanden, auch Klingler zeichnet ihn nicht. So vermute ich, daß das Divertikel bei der Mehrzahl der menschlichen Gehirne nicht mehr vorhanden ist. Es ist aber vorteilhaft und notwendig, von solchen Fällen auszugehen, bei denen das Divertikel gut entwickelt ist.

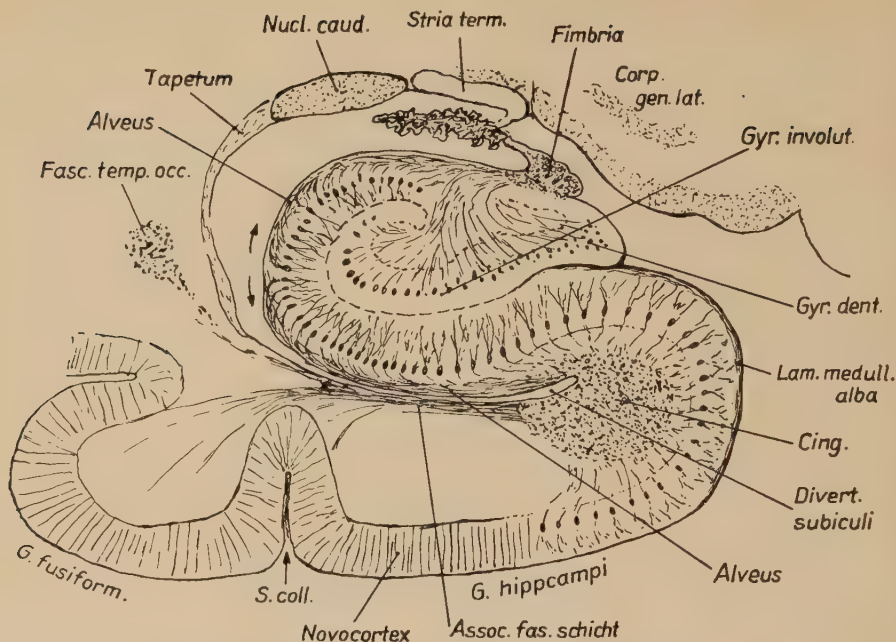


Abb. 5. Querschnitt durch die Hippokampusregion in der Frontalebene des Corp. genic. lat., schematisch, in Anlehnung an eine Abbildung von Déjerine. Verlaufsrichtung der Hauptneuriten der Golgi-Pyramidenzellen im Alveus durch Pfeile angedeutet. Von \times aus ist das Diverticulum subiculi für gewöhnlich verschlossen. In der Hippokampusformation sind nur die Golgi-Pyramidenzellen und der Alveus schematisch eingetragen, unter Fortlassung aller anderen Schichten

Man kann sich die Verhältnisse an einem frontalen Querschnitt durch die Ammonshornformation klar machen (Abb. 5). Da derartige Querschnitte, wenn auch in kleinerem Maßstab, in fast allen Lehrbüchern abgebildet sind, kann ich hier auf eine allgemeine Erklärung verzichten. Meiner Abb. 5 liegen Figuren von Déjerine zugrunde.

Das Diverticulum subiculi ist ein dem Unterhorn angehöriger Spalt, der den Hippokampus von lateral und etwas von basal umgreift. Er dringt tief in das Subiculum, d. h. in den G. hippocampi ein. Nach medial liegt Althirn-, nach lateral Neuhirngebiet. Um den tiefsten Teil des Divertikelspalts ist die Substanzmasse des Cing. so angehäuft, daß der Ventrikelspalt noch in das Cing. eindringt (Abb. 5). In beiden Wänden des Divertikels laufen Fasern in großer Menge auf das Cing. zu. Lateral finden wir eine aus kurzen Assoziationsfasern gebildete Schicht, die mit dem benachbarten Novokortex (S. collat., G. fusif.) zusammenhängt. Diese Fasern gehen wahrscheinlich nicht in das Cing. über. Ganz anders

aber verhält es sich mit der medialen Wand, die vom *Alveus* gebildet wird, d. h. von dem weißen Überzug des Ammonshornes. Er enthält in dicker Schicht die Fasern, die tatsächlich, rückwärts umbiegend, in das Cing. übergehen. Es handelt sich um Neuriten von Golgi-Pyramidenzellen des Ammonshornes. Außerdem entsenden aber auch die Pyramidenzellen des Subiculus (des G. hippocampi) Neuriten in das Cing.

Déjerine hat die Verhältnisse sehr genau dargestellt; er fußte auf den klassischen Arbeiten von Golgi und Cajal, außerdem auf Schriften von Sala und Schäfer. Ich folge seiner Schilderung: Die großen Zellen des G. dentatus, des G. involutus und des innern Drittels der Ammonshornrinde senden ihre Neuriten einheitlich zur Fimbrie, also zum Fornix. Déjerine nennt diesen Abschnitt: *region godronnée* (Dentatusregion). Im größeren Abschnitt der Hippokampusregion jedoch ist das Verhalten anders. Die Neuriten der Golgi-Pyramidenzelle gabeln sich beim Eintritt in den Alveus T-förmig, der feinere Fortsatz gelangt über den Alveus (oder auch durch die graue Substanz hindurch) gleichfalls zur Fimbrie, der stärkere aber verläuft nach außen und geht, neben dem Divert. subiculi umbiegend, in das Cing. über. Neuriten aus den Golgi-Pyramidenzellen des G. hippocampi gelangen direkt in das Cing.

Ich vermute, daß diese Beziehungen zwischen Hippokampusregion und Cing. nur beim Menschen in dieser Weise ausgeprägt sind. Der Hippokampus ist ja phylogenetisch viel älter als das Cing., ursprünglich müssen also alle seine Zellen ihre Neuriten zum Fornix entsandt haben. Das Cing. kann sich erst zugleich mit der beherrschenden Rolle des Scheitel- und Stirnhirns entwickelt haben, als es notwendig wurde, die Teile des Althirns, die nicht an der Rückbildung teilnahmen, mit den besonders progressiv entwickelten Teilen des Neuhirns in Verbindung zu setzen. Wir dürfen daher bei Tieren erhobene Befunde nicht auf den Menschen übertragen.

Rudolf Krause hat in seiner mikr. Anatomie der Wirbeltiere die Ammonshornregion des Kaninchens ziemlich genau beschrieben. Bei diesem Tier gehen alle Neuriten der Golgi-Pyramidenzellen in den Fornix über, von einem Cing. ist überhaupt nicht die Rede. — Dies dürfte die Regel bei allen niederen Säugetieren sein. Über die Verhältnisse bei Hund, Katze und Affe habe ich leider nichts ausfindig machen können.

Im Schrifttum der letzten 50 Jahre scheinen die wichtigen Beziehungen der Ammonsformation zum Cing. in Vergessenheit geraten zu sein. Es mag sein, daß daran eine falsche Bewertung vergleichend anatomischer Befunde schuld ist.

Wenn das Diverticulum subiculi durch Verwachsung der beiden Wände verschwunden ist, sieht das Bild zwar auf den ersten Blick anders aus, im Prinzip aber liegen die Verhältnisse genau so. Das Cing. ist jetzt vom Unterhorn weit entfernt, lateraler Alveus und Assoziationsfaserschicht bilden eine gemeinsame, leicht präparierbare Platte (Abb. 3), aber an dem Verlauf der Ammonshornfasern im Alveus und an dem Übergang in das Cing. braucht sich nichts verändert zu haben.

Zusammenfassend kann man sagen: Das Cing. entsteht im Mandelkern und in der Hippokampusformation und enthält aufsteigende Fasern aus dem Althirn, die dem Neuhirn zugeführt werden sollen. Es verläuft genau im G. hippocampi und bildet die Hauptmasse seiner Marksubstanz.

Der retrospleniale Teil des Cingulums

Unter dem Balkenwulst tritt das Cing. am Isthmus aus dem G. hippocampi in den G. cing. über. Scheinbar wird es dabei wesentlich dünner. Dies beruht aber nicht auf einer Verminderung der Fasern, sondern wird dadurch vorgetäuscht, daß die Teilbündel des Cing. jetzt dichter zusammengeschlossen sind; die für die Hippokampusregion so charakteristische Auflockerung des ganzen Bündels hat ein Ende. Weiterhin ist das Cing. in diesem Verlaufsstück abgeplattet, man sieht von medial her auf den kleineren Durchmesser. Sobald das Bündel den Balken erreicht, legt es sich fest an denselben an. Falls die von der Fiss. parietooccipitalis ausgehende Furche den Isthmus zu sehr einengt, weicht das Cing. hier in einem scharfen Bogen lateralwärts aus.

Sicher treten auch auf dieser Verlaufsstrecke fremde Fasern durch das Cing. hindurch. Hauptsächlich dürfte es sich um Bündel von Balkenfasern handeln, die dann Äste des Cing. vortäuschen. Ich halte es, im Gegensatz zu *Déjerine*, nicht für erwiesen, daß echte Äste an den Okzipitallappen abgegeben werden.

Verlauf über dem Balkenstamm

Mit ungefähr gleichbleibendem Kaliber liegt das Cing. weiterhin der Balkenfaserung auf, es reicht medial bis an die Tiefe des Sulc. corp. callosi heran und kann diese Furche ein wenig umgreifen. Wo aber eine Querfurche den G. cing. kreuzt, weicht das Bündel lateralwärts aus.

Arnold bezeichnete das Cing. als *Fornix periphericus* (daher „G. fornicatus“), er behauptet, daß die beiden Fornices durch zahlreiche den Balken durchsetzende Fasern miteinander verbunden seien. Diese Angabe ist von Elze und Clara übernommen worden. Ich habe mich vergeblich bemüht, solche Verbindungsfasern durch makroskopische Präparation darzustellen, sie mögen aber mit mikroskopischen Methoden nachweisbar sein. — Im übrigen hatte Arnold gar nicht so unrecht, wenn er Fornix periphericus und Fornix internus zueinander in Parallele setzte.

Nach Meynert, Schwalbe und Obersteiner bestehen Verbindungen zwischen den Striae longitudinales und dem Cing. Dies ist nicht unwahrscheinlich, aber durch makroskopische Präparation nicht nachweisbar.

Das frisch herausgefaserte Cing. sieht im ganzen Verlauf struppig aus, es verbindet sich durch zahlreiche kleinere Äste mit dem G. cing. und dem nicht besonders benannten Begleitgyrus, der streckenweise parallel verläuft, streckenweise auch mit dem G. cing. verschmolzen sein kann und in den Atlanten oft zum Präkuneus, zum Lobulus paracentralis oder zum G. frontalis sup. gerechnet wird. Wir können uns schnell Klarheit verschaffen, wenn wir in einem neueren Lehrbuch die Einteilung in zytoarchitektonische Felder nach Brodmann betrachten: die Felder 23 und 24 gehören zum G. cing., die Felder 31 und 32 zum Begleitgyrus. Über die funktionelle Bedeutung dieses Gebietes wird später berichtet werden.

Dicht neben und über dem Splenium gehen ein oder zwei starke Äste zum Scheitellappen ab, und zwar zum Präkuneus (Abb. 1). Mindestens einer von ihnen ist immer vorhanden, auch Déjerine und Elze (1928) beschreiben diese Äste und bilden sie ab. Da das Cing. durch Abgabe dieser Äste nicht dünner wird, muß es sich um doppelläufige Bahnen handeln. Weiter vorn gehen in unregelmäßiger Folge kleinere Zweige ab, die wahrscheinlich hauptsächlich für die cing. Region bestimmt sind. Sicher treten auch Bündel von fremden Balkenfasern und solchen der inneren Kapsel durch Spalten des Cing. hindurch und täuschen Äste vor.

Flechsig hat in seinem bekannten Werk über die Markreifung der Gehirnbahnen gezeigt, daß die aus der inneren Kapsel zum Gyr. cing. laufenden Fasern besonders früh Markscheiden erhalten und dann sehr deutlich hervortreten. Man kann an senkrechten Querschnitten durch die Hemisphäre sehen, daß die aus der inneren Kapsel aufsteigenden Bahnen durch die Balkenstrahlung erst lateralwärts verlagert werden, dann aber, nach Durchsetzung der Hauptmasse des Balkens, in fast spitzem Winkel medialwärts umbiegen, um zum G. cing. zu gelangen. —

Derartige Bahnen können, wenn sie aus zerstreuten feinen Bündelchen bestehen, nur mit mikroskopischen Methoden, aber nicht durch Faserung dargestellt werden. Daher ist im Bereiche des Balkenstammes an unseren Faserungspräparaten nichts festzustellen. Wir werden sehen, daß im Bereiche des Balkenknie andere Verhältnisse herrschen.

Um ein wirklich klares Bild über die Beziehungen des mittleren Cing. zur inneren Kapsel zu gewinnen, mußte der größere Teil des Balkens entfernt werden. Außer dem Wulst blieb noch der hintere Trunkus und die Rostrumregion erhalten, um für Messungen Anhaltspunkte zu haben.

Ich hatte mir die Entfernung der mächtigen Balkenstrahlung und die Freilegung des davon verdeckten Teiles der Corona radiata besonders schwierig vorgestellt: das Gegenteil war der Fall. Mit einer groben Pinzette teilte ich kleine Portionen des Balkens ab und zupfte sie heraus. Die stehenbleibenden Reste lassen sich dann mit der Myrtenblattsonde so sauber herauschaben, daß man nachher nicht mehr sieht, wo der Durchtritt der Balkenfaserung stattfindet.

An die Wegnahme des Balkens muß man, um die Stabkranzfaserung von medial her ganz freizulegen, die Entfernung der ziemlich zähen und festen Wand des Seitenventrikels anschließen, was gar nicht ganz einfach ist. Leicht dagegen ist das Wegschaben des Nucl. caudatus, der nach Entfernung des ledrigen Ependymüberzuges aus weicher Substanz besteht. Nun stört noch das frontookzipitale Längsbündel, das scheidelwärts von einem Streifen einer derbgallertigen Substanz begleitet wird. Ich habe das Bündel und den begleitenden Streifen in einem Fall (Abb. 7), bei dem der Ventrikel erweitert war, stehen lassen; sonst mußte ich sie der Übersichtlichkeit halber fortnehmen. Nun liegt vom Thalamus bis zur Höhe des Cing. die vordere Hälfte der Corona radiata frei. Ich werde sie in einem späteren Abschnitt ausführlicher zu beschreiben haben.

Wir stellen fest: zwischen Thalamus und dem mittleren Abschnitt des Cing. (bzw. G. cing.) gibt es keine stärkere, strangartige Verbindung. Die stärkeren Bündel der Corona radiata ziehen hier lateral am Cing. vorbei. Überhaupt fehlen in einem gewissen Abschnitt des Cing., etwa in der Zentralregion, gröbere Verbindungen mit den Hemisphären, mit Ausnahme der eigentlichen Cingulumregion.

Der Abschnitt über und vor dem Balkenknie

Dieser Abschnitt ist besonders wichtig, einerseits durch die Abgabe zahlreicher Äste zur ganzen Stirnhirnrinde, andererseits durch die Aufnahme eines breiten Faserbündels aus dem rostralen Thalamuskern und aus dem Strat. zonale, über das im

übernächsten Abschnitt genauer berichtet wird. Das Cing. ist vor dem Balkenknie keulenförmig verdickt, bisweilen ist es abgeplattet und in querer Richtung verbreitert. Die zum Frontalhirn gehenden Äste entspringen oft deutlich in zwei Reihen: in einer Reihe schwächerer Äste, die sich auf den vorderen Abschnitt der orbito-

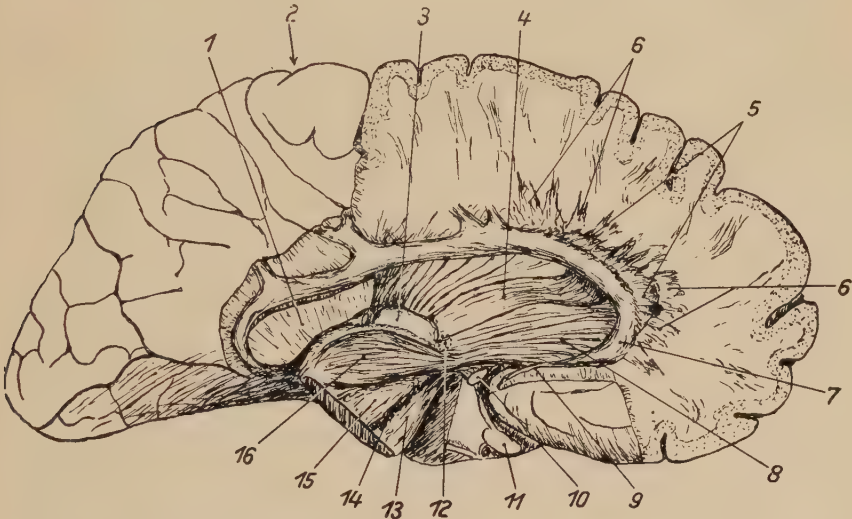


Abb. 6. Linke Hemisphäre von medial (etwas deformiert). In der vorderen Hälfte ist die Stabkranzfaserung durch Wegnahme des Balkens, des sehr engen Ventrikels und des Nucl. caud. freigelegt. Der Nucl. rostralis thalami ist ungewöhnlich groß, das aus ihm entspringende, zum Cing. verlaufende platte Faserbündel ist ausnahmsweise scharf abgegrenzt. 1. Balkenrest. 2. Sulc. centralis. 3. Nucl. rostralis. 4. Bündel vom rostralen Kern zum Cing. 5. Mediale Faserursprünge zur orbitocingulären Region. 6. Laterale Faserursprünge zu den Stirnwindungen. 7. Cing. vor dem Balkenknie. 8. Bündel aus Fasern vom dorsomedialen Kern und aus Fasern der präfrontopontinen Bahn. 9. Rostraler Teil des Cing. 10. Rostrale Kommissur. 11. Opticus. 12. Ort des For. interventriculare. 13. Präfrontopontine Bahn im Großhirnschenkel. 14. Nucleus niger (angeschnitten). 15. Faserung auf dem roten Kern. 16. Nucleus dorsomedialis mit tiefer Faserschicht.

Die bedeckenden Fasern zum Pallidum (Abb. 7) sind fortgenommen. — $\frac{3}{8}$ nat. Gr.

cingulären Region verteilen, und in einer viel stärkeren, nach lateral, oben und vorn gerichteten Astreihe (Abb. 6), die auf den größten Teil der konvexen Außenfläche des Frontallappens ausstrahlt, einschließlich des frontalen Poles. Die Äste entspringen so dicht, daß ihre Ursprünge eine förmliche Crista bilden. Dann aber verschwinden die Äste sehr bald in der weißen Masse des Centrum semiovale, das im Stirnhirn bekanntlich besonders gut ausgebildet ist, und sind dann nicht mehr deutlich zu verfolgen. — Nicht selten sind beide Cristae zu einer besonders starken Kamm- bildung verschmolzen (Abb. 7).

Daß hier vor und über dem Balkenknie wirklich die Hauptmasse der Cingulumfasern abgegeben wird, geht auch daraus hervor, daß sich das Cing. unterhalb des Balkenknie nur als dünner Strang fortsetzt. — Im übrigen variiert das Cing. in dieser Region sehr stark, die Abgabe der Äste erfolgt in der verschiedensten Weise.

Der Abschnitt unterhalb des Balkenknie

Dieser rostral gelegene Abschnitt erscheint unbedeutend, man kann aber das immerhin noch 1—2 mm dicke Cing. unschwierig bis in die Area olfactoria verfolgen. Anscheinend wird es nach unten wieder stärker und gibt Äste an den G. rectus und an die orbitalen Gyri ab. So ist es zu verstehen, daß B e e v o r ein selbständiges „vorderes Cing.“ annahm, das die Subst. perforata ant. mit dem Stirnlappenpol in Verbindung setzte. Déj e r i n e folgte dieser Darstellung in seinen beiden Abbildungen, aber nicht im Text. — Ich habe eine, wenn auch schmale, Verbindung zwischen dem rostralen und dem vorderen-oberen Abschnitt stets nachweisen können.

Die Verbindung Hypothalamus - Nucleus rostralis thalami - Cingulum

Das Cing. selbst ist eine Verbindung zwischen den Rindenanteilen des Althirns und den phylogenetisch jüngsten Rindenanteilen des Neuhirns. Daneben gibt es nun noch eine Verbindung zwischen den phylogenetisch ältesten Teilen des Zwischenhirns, nämlich dem Hypothalamus, und dem Stirnhirngebiet, die funktionell sicher auch von besonderer Bedeutung ist und zum Cingulumsystem gehört.

Der untere Teil dieser Verbindung wird von einem sehr prägnanten Bündel gebildet, das als *Tr. mammillothalamicus* oder Vicq d'Azyrsches Bündel schon längst lehrbuchmäßig bekannt ist. Dies Bündel entspringt im Corp. mammillare, durchbohrt den Thalamus von unten nach oben und endet in der zum Stratum zonale gehörigen weißen Platte, die den Nucl. rostralis (ant.) thalami vom übrigen Thalamus deutlich abgliedert. Meist wird angenommen, daß die Fasern in diesen Kern eindringen und dort umgeschaltet werden.

Der Abschnitt zwischen Nucl. rostralis und Cing. war anatomisch bisher nicht bekannt, doch war die Verbindung schon vorher mit experimentell-pathologischen und physiologischen Me-

thoden nachgewiesen worden¹. Meyer, Beck und Mc Lardy fanden bei Patienten, die einige Wochen nach einer typischen präfrontalen Leukotomie gestorben waren, Degenerationen im Nucl. rostralis, es mußten also von dort ausgehende Bahnen zerstört worden sein. Le Gros Clark hat auf Grund physiologischer Beobachtungen ein Verbindungsschema entworfen, das auch in das Lehrbuch von Fulton aufgenommen wurde. Er läßt aber das Bündel an der Rinde des Gyrus cing. endigen, also gar nicht bis zur präfrontalen Rinde gelangen.

Die Bahn zwischen Nucl. rostralis und dem Cing. muß eine Strecke weit in der Stabkranzfaserung verlaufen und einen Teil derselben bilden; einen andern Weg gibt es nicht. Es mußte also die Corona radiata von medial her freigelegt werden. Der Gang der Präparation ist oben bereits beschrieben worden. Wir hatten dort festgestellt, daß die Stabkranzfaserung im Bereiche des Balkenstammes am Cing. vorbeizieht und keine größeren Verbindungen mit ihm eingeht. Dagegen ändert sich das Bild, sobald wir uns dem Balkenknie nähern. Hier zweigt sich die innere (mediale) Schicht der Stabkranzfaserung ab und geht als 1—2 cm breite Bahn in das Cing. über (Abb. 6 und 7). Verfolgt man diese in das Cing. eintretenden Bündel rückwärts in Richtung auf den Thalamus, so gelangt man zum Nucl. rostralis und zum Stratum zonale. Über das letztere könnten auch andere Fasern als die des Vicq d'Azyrschen Bündels zum Cing. gelangen; ich habe die Möglichkeiten in meiner Leukotomiearbeit ausführlich aufgezählt.

Der *Tr. thalamocingularis* kann in seinem ganzen Verlauf sehr deutlich sein, indem er sich aus dünneren, aber dichter zusammenliegenden Bündelchen zusammensetzt, und als breites Band den anderen stärkeren Stabkranzfaserbündeln medial aufgelagert ist (Abb. 6). In andern Fällen kann man die Lage der Bahn zwischen den andern Bündeln nur feststellen, indem man sie vom Thalamus bis zum Cing. verfolgt, sie unterscheiden sich also nicht von den andern Bündeln der Corona radiata (Abb. 7). Immer aber gilt folgendes: Der *Tr. thalamocing.* steigt erst ein wenig an und verläuft dann fast horizontal nach vorn zum Knieabschnitt des Cing. Im übrigen muß der Tractus einen weiten, lateralwärts ge-

¹ Inzwischen ist das Bündel auch von Klingler (Extr. C. r. Ass. Anatomistes. 40. Vers. Bordeaux 1953) beschrieben worden.

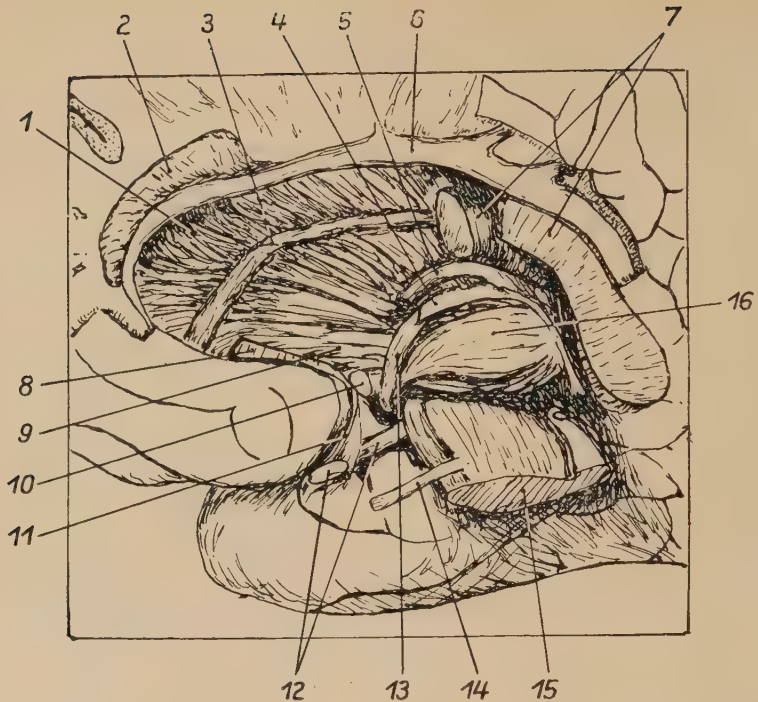


Abb. 7. Teil der rechten Hirnhälfte, von medial gesehen. Im vorderen Abschnitt sind Balken, Ventrikelwand und Nucl. caud. fortpräpariert. Der Ventrikel war leicht erweitert, neben dem Balken für die Kuppe des kl. Fingers durchgängig. Dadurch Verhältnisse übersichtlicher, aber Stabkranzfaserung gedehnt, Balken namentlich vorn abgeplattet, Cing. kein rundliches Bündel, sondern ein plattes, sehr derbes Band, das dem Balkenknie dicht auflag. 1. Zum Cing. ziehende Stabkranzfaseren. 2. Ursprungscrista der frontalen Cing.-Fasern, etwas lateral verschoben, einheitlich. 3. Frontales Ende des Fasc. occ. front., begleitet von subependymalem Gallertgewebe. In orbitaler Richtung vom Hinweisstrich aus besteht der verbreiterte Streifen wahrscheinlich nur aus Gallertgewebe (Schutz der Stabkranzfaserung gegen Druck vom Ventrikel aus). 4. Nucl. rostralis thalami, zwischen den Blättern des Stratum zonale eingeschlossen. 5. Stria terminalis, abgehoben und etwas disloziert. 6. Cing., mittlerer Abschnitt. 7. Rest von Balken und Nucl. caud. 8. Rest des Rostrums. 9. Am rostralen Rande der Stabkranzfaserung Bahnen aus dem Nucl. dorsomedialis und präfrontopontine Bahnen. 10. Rostrale Kommissur. 11. Lamina rostralis. 12. Chiasma und Tr. opt. 13. Bündel vom Strt. zonale (Nucl. rostr.?) zum Pallidum durch Linsenkernschleife. 14. N. oculomotorius. 15. Mittelhirn abgeschnitten. 16. Bahn vom Nucl. dorsomedialis über Ansa lentic. zum Pallidum. —

$\frac{1}{8}$ nat. Gr.

richteten Bogen beschreiben, denn er muß um Seitenventrikel und Caudatuskopf herumlaufen. Da der Verlauf des Tractus von der Horizontalebene nur wenig abweicht (nur um etwa 15°), kann man die topographischen Beziehungen ohne nennenswerten Fehler an einem der üblichen Horizontalschnitte klar machen (Abb. 8): Wir sehen an dieser leicht schematisierten, aber richtig proportionierten Abbildung, wie der Tractus vom Nucl. rostralis

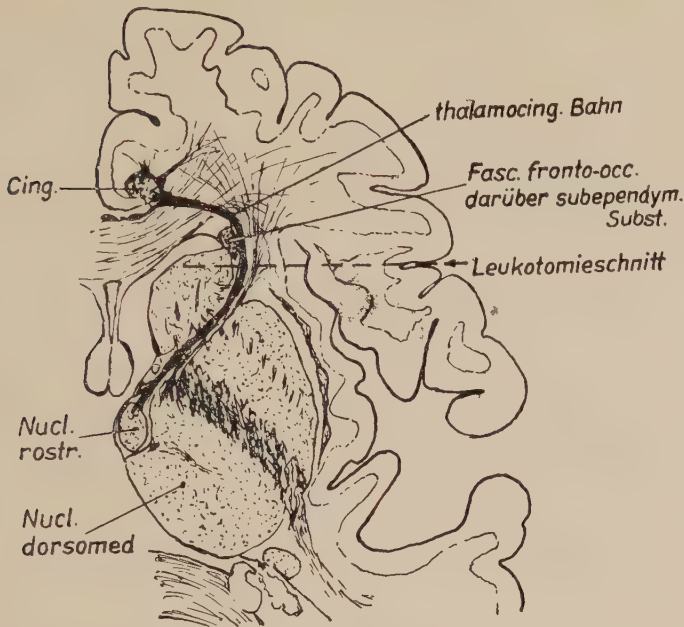


Abb. 8. Horizontalschnitt durch die rechte Hemisphäre in Höhe des Nucl. rostralis (es wurde eine Abbildung von Déjerine benutzt). Das thalamocing. Bündel wurde schematisch eingetragen, obwohl es in Wirklichkeit nach vorn etwas ansteigt; der Fehler ist unwesentlich

aus in weitem Bogen in der inneren Kapsel nach vorn läuft, sich dabei um den Caudatuskopf und um den weit lateralwärts ausladenden Ventrikel herumwendet, auch noch den Tr. frontooccipitalis und den begleitenden Streifen gallertiger Substanz umgreifen muß, wie er dann die Balkenstrahlung durchsetzt und schließlich von lateral her in das Cing. einmündet. Die Fasern biegen nach dem Durchtritt durch den Balken sehr scharf um, in einem Fall waren sie an dieser Stelle geradezu abgeknickt und erinnerten sehr an die Verhältnisse, die Flechsig beim Neugeborenen vorfand. Aus Abb. 8 geht auch hervor, daß die aus dem Cing. in Richtung auf die Frontalhirnrinde austretenden Fasern mit den eintretenden Fasern des Tr. thalamocingularis einen spitzen Winkel bilden; sie könnten beide zugleich durch einen paramedianen Schnitt durchtrennt werden.

Der Tr. thalamocingularis entfernt sich bei dem Verlauf um Caudatuskopf und Seitenventrikel herum fast $2\frac{1}{2}$ cm von der Medianebene. Gerade an dieser Stelle wird, in der Frontalebene der Koronarnaht, nach den Angaben von Freeman und Watts

der klassische Leukotomieschnitt ausgeführt (in Abb. 8 gestrichelte Linie). Er muß alle nach vorn gerichteten Bündel der inneren Kapsel, einschließlich des Tr. thalamocingularis, durchtrennen, außerdem noch andere Bahnen der Hemisphäre.

Die Beschreibungen des frontalen Teiles der inneren Kapsel in den Lehrbüchern sind oft irreführend. Der unter dem For. Monroi verlaufende Randabschnitt enthält die vom dorsomedialen (medialen) Thalamuskern ausgehende Faserung, die, wie Haßler, aber auch amerikanische Autoren gezeigt haben, auf das ganze Frontalgebiet ausstrahlt. Außerdem verläuft in diesem Teil der Stabkranzfaserung die präfrontopontine Bahn (vielfach als Arnoldsches Bündel bezeichnet). Die Fasern dieser Bahn lassen sich teils bis zur Brücke, teils nur bis zum schwarzen Kern verfolgen (Fulton). Beide Bahnen, die aus dem dorsomedialen Kern kommende und die präfrontopontine, sind gleichmäßig auf die Bündel des Randabschnittes verteilt.

Oberhalb des For. Monroi (es ist fortpräpariert, in Abb. 6 aber schematisch angedeutet) liegen in der Stabkranzfaserung zahlreiche mit der Stirnhirnrinde verbundene Bahnen, die wir morphologisch nicht scharf gegeneinander abgrenzen können. Der Masse nach überwiegen Verbindungen zwischen der motorischen Region (Abb. 9) und dem Kleinhirn: Die aufsteigende, kortikopetale Bahn, die vom Nucl. dentatus über den Nucl. ventralis lateralis thalami (Walker) zur frontomotorischen Region aufsteigt (Fulton), und die allgemein bekannte, sehr starke kortikopontine Bahn, die nicht mit der oben genannten präfrontopontinen Bahn zusammengeworfen werden darf. Dazu kommt unsere thalamocinguläre Bahn. Nach der Meinung neuerer Autoren wird die präzentrale motorische Region auch direkt von aufsteigenden sensiblen Fasern erreicht, und zwar solchen der Tiefensensibilität, die über den Nucl. ventralis posterolateralis und die stark vorwärts geneigten frontalen Stabkranzbündel die Stirnhirnrinde erreichen sollen.

An einem Präparat, an dem von medial her die Thalamusbahnen dargestellt sind (Abb. 7), sieht man auch ein sehr charakteristisches, etwa 3 mm breites Bündel, das sich oben bis an das Stratum zonale, dicht hinter dem For. Monroi, unten aber bis zur Linsenkernschlinge und zum Pallidum verfolgen läßt. Ich hatte dies Bündel zunächst als eine Verbindung zwischen Caudatusschwanz und Pallidum angesehen. Es könnte aber auch in Beziehung zum rostralen Kern stehen, der topographisch gerade dort liegt, wo das Bündel in der festen Stratumplatte verschwindet, in der eine weitere Verfolgung der Fasern nicht möglich ist.

Lateral von dem eben beschriebenen Bündel liegt eine Bahn, die in ihrem Ursprung aus dem dorsomedialen Kern sehr dünn und zart ist, doch vereinigen sich die zarten Bündelchen zu einem ziemlich kräftigen Strang, der, unter der rostralen Kommissur umbiegend, zum Pallidum gelangt. Wir werden dieser Verbindung im funktionellen Teil eine besondere Bedeutung beimessen. Erst lateral von dieser thalamopallidären Bahn und von ihr größtenteils verdeckt (Abb. 7)

liegt die thalamo-präfrontale Bahn. In Abb. 6 ist sie nach Fortnahme der beiden bedeckenden Bahnen ganz freigelegt. — Ich glaube nicht, daß die von mir beschriebene thalamo-präfrontale Bahn identisch ist mit der von Klingler kürzlich geschilderten Bahn. — Bezüglich der Präparationstechnik verweise ich auf meine Leukotomiearbeit.

Es könnte eingewendet werden, daß die vom Corp. mammillare über den Nucl. rostralis zum Cing. verlaufende Bahn nur den hinteren Teil des Hypothalamus mit dem Stirnhirn und der orbitocingulären Region verbindet. Ich sehe davon ab, daß es zwischen dem vorderen und hinteren Hypothalamus Verbindungen gibt (Greving), möchte aber darauf hinweisen, daß möglicherweise auch direkte Verbindungen zwischen vorderem Hypothalamus einerseits und Thalamus und Stratum zonale andererseits bestehen könnten; von diesen beiden aus könnten Fasern zum Cing. und Stirnhirn verlaufen. Beim vorsichtigen Abziehen des Ependyms des III. Ventrikels stieß ich auf eine ziemlich breite (etwa 4 mm), aber sehr flache Bahn, die aus dem Nucl. supra-opticus ihren Ursprung nahm und bis in die Gegend der Massa intermedia verfolgt werden konnte. Dort zerfiel sie in Fasern, die ich makroskopisch nicht weiter präparieren konnte. Der Lage nach konnten diese Fasern mit dem Nucl. dorsomedialis (medialis), mit dem Höhlengrau (Kerne der Mittellinie: Walker) und besonders auch mit den intralaminären Kernen zusammenhängen; sie könnten aber auch durch die Lam. med. interna zum Stratum zonale aufsteigen und sich dem Tr. thalamocingularis zugesellen.

Dies von mir herausgefaserte supraoptico-thalamische Bündel ist nach Schnittbildern anscheinend schon von Edinger, Greving und Le Gros Clark festgestellt worden. Le Gros Clark und Boggon haben eine Verbindung mit dem großzelligen Teilkern des Nucl. dorsomedialis aufgefunden; nach Meyer und Mitarb. soll dieser Teilkern auf die hinteren Orbitalwindungen projizieren, also auf einen Teil der orbitocingulären Region. Es ist wenig wahrscheinlich, daß diese Bahnen über das Cing. verlaufen.

II. Funktioneller Teil

Vorbemerkungen

Wir haben im morphologischen Teil gesehen, daß das Cing. in seinem halbspiralen Verlauf zu fast allen Teilen des Großhirns in Beziehung steht, vielleicht mit Ausnahme des Cuneus. Es beginnt sehr stark in den ältesten Teilen des Telenzephalons, im Mandelkern und in der Hippokampusformation, steht auf seinem Wege in direkter Verbindung mit der Fornicatusformation und den Begleitgyri, in indirekter fast mit dem ganzen Neuhirn. Im Frontallappen kommt es dann zu einer gewaltigen Projektion auf die phylogenetisch jüngsten Teile der Großhirnrinde. Das mor-

phologische Verhalten zwingt zu der Annahme, daß dem Cing. auch in funktioneller Hinsicht eine ganz besondere Bedeutung zukommt.

Nach dem letzten Kriege gelangten durch Zufall mehrere ausländische Berichte über die Erfahrungen mit der Monizschen Operation der „präfrontalen Leukotomie“ in meine Hände. Dies veranlaßte mich zur eingehenden Beschäftigung mit der mir zugänglichen Literatur. Nach Freeman u. Watts, Fulton, Le Gros Clark, Henschen, Klingler u. Riechert und vielen anderen Autoren soll der Nucl. dorsomedialis (medialis) thalami, der erwiesenermaßen auf die Stirnhirnrinde projiziert, der Vermittler der Impulse sein, die zu den bekannten Indikationen der Leukotomieoperation den Anlaß geben. Ich konnte mir das aus den Verbindungen des Nucl. dorsomedialis nicht erklären und wies in meiner Arbeit über das Leukotomieproblem darauf hin, daß das Cing. genau die gleiche frontale Projektion aufweist wie der Nucl. dorsomedialis, und daß er auf Grund seiner Verbindungen viel eher geeignet sei, Impulse zu krankhaften Affekten und Eingeweideschmerzen auf die Stirnhirnregion zu übertragen. Ich habe mich dann weiterhin bemüht, das morphologische und funktionelle Verhalten des Cing. eingehend zu klären.

Wir gehen bei der Betrachtung der funktionellen Beziehungen des Cing. genau so vor wie bei der morphologischen Beschreibung und beginnen mit den Beziehungen zum Althirn.

Die funktionelle Bedeutung von Mandelkern und Hippokampusformation

Als ich den Temporalteil des Cing. zum ersten Mal präparierte, war ich höchst erstaunt über die Mächtigkeit, mit der das Bündel aus Mandelkern und Hippokampusformation entspringt. Es gilt also zunächst zu ergründen, welche Funktion diese Althirnteile haben. Daß sie in der Urzeit der Wirbeltiere sehr stark unter dem Einfluß von Riech- und Oralsinn standen, kann kaum bezweifelt werden, ebenso wie das noch jetzt bei makrosomatischen Säugetieren der Fall ist. Dies „unter Einfluß Stehen“ bedeutet aber absolut nicht, daß hier eigentliche Riechfunktionen stattfinden. Ich habe daher schon in früheren Schriften gegen die Zurechnung dieser Althirninformationen zum „Rhinenzephalon“ schärften Einspruch erhoben.

Mit der Ablehnung der Eingliederung der Hippokampusformation in das Riechhirn stehe ich nicht allein. Die Stellungnahme Klinglers habe ich schon erwähnt. Scharfe Kritik an der Rhinenzephalontheorie findet sich namentlich in der angelsächsischen Literatur. Fulton berichtet darüber: Nach Le Gros Clark u. Meyer, die beim Kaninchen die Olfaktoriusfasern mit der Silbermethode von Glees verfolgten,

wurden zwar die medialen Teilkerne des Nucl. amygdalae von Olfaktoriusfasern erreicht, von einigen auch der zentrale Kern, dagegen konnten keine Fasern zur Hippokampusformation nachgewiesen werden. — Besonders verweist Fulton auf die Stellungnahme Brodals (1947). Dieser Forscher „betont in seiner erschöpfenden kritischen Betrachtung des Hippokampus und des Geruchssinnes, daß der Tract. olfactorius keine Fasern zum Hippokampus abgibt; da der Hippokampus ein hauptsächlich efferentes System zu sein scheint, ... kann man ihn auf keinen Fall als zum Geruchssinn gehörig ansehen. Brodal schließt, daß der Hippokampus ... wahrscheinlich mit der Kontrolle autonomer Funktionen beauftragt ist. — Dies stimmt mit den unveröffentlichten Untersuchungen von Kaada überein, der fand, daß die Reizung des Hippokampus gastrointestinale Bewegungen erzeugt“ — Fulton (1951) selbst (zit. nach Gottschick) berichtet zusammenfassend, daß Läsionen des G. cinguli, des Lobus piriformis, der Amygdala- und Hippokampusformation eher mit vegetativen und pseudoaffektiven Störungen als mit solchen des Geruchssinnes einhergehen.

Bei den menschlichen Ur-Vorfahren haben wahrscheinlich Geruchssinn und Oralsinn nie eine überragende Rolle gespielt, wenn sie auch vorhanden und nützlich waren (der Oralsinn namentlich beim Säugling). Als die noch unbekannten Menschenvorfahren den „Eigenweg des Menschen“ (Westenhöfer) betraten, wahrscheinlich schon in vortertiärer Zeit, mußte bereits unter den Sinnesorganen das Auge dominieren, und der Oralsinn war durch die Tastfunktion der Hände größtenteils überflüssig geworden.

Mit den wirklich bekannten Tatsachen über die Funktion des Mandelkernes und Hippokampus kommen wir nicht aus, um uns ein anschauliches Bild von der Bedeutung dieser Formationen zu machen. Wir müssen unser spärliches Wissen durch Arbeits-hypothesen ergänzen, die natürlich einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit für sich haben müssen, damit ihre Aufzählung berechtigt ist:

1. Man wird in erster Linie an die primitivsten Funktionen denken, die der Erhaltung des Individuums dienen: Hunger und Durst, Sättigungsgefühl, Exkretion, Verhalten bei Kälte und Hitze, Reaktionen auf andersartige Empfindungen aus dem Körper-Ich.

2. Weiterhin müssen wir an die instinktmäßige Orientierung in der Umwelt denken, wobei die Hippokampusformation mit den primitiven Sinneszentren, mit Pallidum, Paläocerebellum, Vestibularisregion usw. zusammenarbeitet. Dazu ge-

hören: Gefühl für die Lage im Raum, artgemäße Bewegung, Zurechtfinden, von der einfachen Kenntnis des Existenzraumes mit Tränke, Futterstellen, bis zu den kompliziertesten Wanderungen (Zugvögel). Wir denken daran, daß sich ähnliche Eigenschaften bei den Insekten finden: Zurechtfinden im Raum bei der Biene und vielen andern Zweiflüglern, Wanderungen bei manchen Schmetterlingsarten (Distelfalter, Admiral).

3. Gewisse psychische Reaktionen müssen vorhanden gewesen sein, die für die Erhaltung des Individuums unentbehrlich sind, und die wir als die Urvorläufer der Affekte ansehen müssen, auch wenn es sich anfangs nur um dumpf zu Bewußtsein kommende Instinkte handelt. Der Fluchtinstinkt (der später zur Angst wird) rettet das Tier vor dem stärkeren Verfolger, der Gegenwehrinstinkt (später Wut, Tapferkeit) hält einen weniger überlegenen Gegner in Schach, usw.

4. Sehr wichtig, gerade auch in Hinsicht auf den Menschen, sind die Instinkte, die ein Gemeinschaftsleben ermöglichen. Durch die Gemeinschaftsinstinkte werden alle in Rudeln, Herden und Sippen zusammenlebenden Wesen veranlaßt, sich instinktmäßig so zu verhalten, als ob sie im Kampf ums Dasein nur ein Sammelindividuum wären. Auch hier haben wir wieder Parallelen in der Insektenwelt, bei den Bienen, Ameisen und vielen andern.

5. Die Instinkte der letzten, aber vielleicht stärksten Gruppe sind diejenigen, die der Erhaltung der Art dienen, also der Komplex der sexuellen Instinkte. Sie machen sich beim Menschen auch jetzt noch, unter Unterdrückung aller höheren geistigen Gefühle, mit der ursprünglichen, instinkthafter Gier und Lust geltend. — Hinzu kommen die Instinkte, die der Brutpflege und der Aufzucht der Jungen dienen.

Bevor die Bildung der Neuhirnrinde begann, mußten alle Zentren für die bewußt werdenden Instinkte, die damals das Seelenleben vertraten, in den Althirnteilen untergebracht sein, die damals einen relativ großen Raum einnahmen. Aber auch die primitivsten Instinkte konnten nur zustande kommen, wenn sie durch entsprechende Impulse ausgelöst wurden, die teils von den ursprünglichen Sinnesorganen ausgingen, teils von dem Abschnitt des Nervensystems, der bei den Wirbeltieren zu allen Zeiten das Existenzzentrum gebildet hat. Das war das Zwischenhirn, ins-

besondere der Hypothalamus. Mit den von hier ausgehenden „Existentialimpulsen“ werden wir uns weiter unten beschäftigen müssen.

Die funktionellen Beziehungen zur orbitocingulären Region

Am Isthmus tritt das Cing. in die orbitocinguläre Region ein, die heute wohl allgemein als Rindengebiet mit einheitlicher Funktion angesehen wird. Hier werden Eingeweidefunktionen nicht nur bewußt wahrgenommen, sie können von hier aus auch durch unsern Willen beeinflußt werden (Stuhlgang, Harnlassen). Auch andere Ich-Empfindungen kommen hier zustande, wie Kälte- und Wärmegefühl, Müdigkeit usw. Weiterhin werden Schmerzen, die aus dem Innern des Körpers, vor allen Dingen aus den Eingeweiden kommen, in der orbitocingulären Region empfunden; sie haben im Zusammenhang mit dem Leukotomieproblem ein besonderes Interesse gefunden (Freeman u. Watts). Schließlich müssen wir annehmen, daß hier die Integrationsorte liegen, an denen sich die „bedingten Reflexe“ im Sinne von Pawlow abspielen. Ich erinnere an den in allen physiologischen Lehrbüchern beschriebenen Hund, bei dem die Speichel- und Magensaftsekretion schon begann, wenn er ein Stück Fleisch von weitem sah oder witterte, oder wenn ein Glockenzeichen ertönte, das gewohnheitsgemäß die Fütterung einzuleiten pflegte.

Soweit ich feststellen konnte, war Karl Kleist der erste, der auf Grund seiner umfassenden hirnpathologischen Studien den Begriff der orbitocingulären Region aufstellte. Inzwischen ist die funktionelle Zusammengehörigkeit dieser Hirnteile durch zahlreiche Beobachtungen bestätigt worden. Fulton hat darüber in seinem Buch ausführlich berichtet; allerdings sind die Angaben über mehrere Kapitel zerstreut. Fulton berichtet auch, daß schon Spencer im Jahre 1894 bei verschiedenen Tieren durch Reizung der Orbitalregion Veränderungen der Atmung und des Blutdrucks hervorrufen konnte.

Wir dürfen annehmen, daß der G. cinguli selbst der bewußten Wahrnehmung von Eingeweideempfindungen dient, während im Begleitgyrus (s. I. Teil) sekundäre Auswertungen und Reflexionen stattfinden. Besonders groß ist das Begleitfeld, das hier nicht als „Gyrus“ bezeichnet werden kann, im Bereiche des Präkuneus.

Fast die untere Hälfte des Präkuneus wird von der Area 31 eingenommen; dann allerdings beginnt nach dem Hemisphärenrand hin eine ganz andersartige Zytoarchitektonik. Area 31 wird, wie im I. Teil geschildert, durch starke Seitenäste des Cing. erreicht, hier muß also ein besonders wichtiges Reflexionsgebiet liegen. Tatsächlich bekannt

ist anscheinend nichts. Da aber in der Großhirnrinde alle Funktionsfelder so zweckmäßig wie möglich zusammengelagert sind, so kann man sich manchmal die Funktion rekonstruieren. Area 31 liegt besonders günstig zu den Sinneszentren, man wird also an ein Reflexionszentrum denken, das zwar autonomen Funktionen zugeordnet ist, aber sich aus bildhaften, akustischen und taktilen Reizvorstellungen zusammensetzt. Das würde für ein Zentrum des sexuellen Denkens und Träumens zutreffen.

Die funktionellen Beziehungen im Frontalabschnitt

Übersicht

Während das Cing. über dem Balken zwar zahlreiche, aber meist nur kleine Zweige abgibt, drängen sich über und vor dem Knie die starken Äste zusammen, die alle zusammen die mächtige Ausstrahlung auf die Rinde des ganzen Stirnlappens bilden.

Wir haben hier, vom funktionellen Standpunkte aus, drei Gruppen von Cingulumprojektionen zu unterscheiden:

1. Die Projektionen auf das vordere cinguläre Gebiet und die hinteren Orbitalwindungen (Areae 13 u. 14, 24 u. 32).
2. Die Projektion auf das präfrontale Gebiet (Areae 9—12).
3. Die Projektion auf das präzentrale motorische Gebiet (Areae 6 u. 8).

Wie sich auf diese drei Projektionsgebiete einerseits die eigentlichen, aus der Hippokampusregion stammenden Cing.fasern, andererseits die vom Hypothalamus über den rostralen Kern aufsteigenden Fasern verteilen, ist nicht genauer bekannt. Wahrscheinlich erhalten alle drei Gebiete ihren Anteil aus beiden Quellen.

Über die orbitocinguläre Region ist im ganzen schon das Nötige gesagt worden. In der Leukotomieliteratur finden sich viele Einzelangaben, deren Erörterung hier aber zu weit führen würde.

Die präfrontale und die präzentrale motorische Region weisen in morphologischer und funktioneller Hinsicht große Unterschiede auf. Andererseits hängen sie aber auch wieder funktionell so eng zusammen, daß nichts anderes übrig bleibt, als sie bald getrennt, bald gemeinsam zu behandeln. Beide zusammen umfassen den größten Teil der Stirnhirnrinde, mit Ausnahme der vorderen Zentralwindung, der cingulären und der hinteren orbitalen Gyri.

Ganz grob kann man sagen:

Das präfrontale Gebiet ist ein Zentrum für die Integration der rechten Affekte, die sich hier aus vielen Komponenten zusammensetzen. Aus den Affekten entsteht das Temperament, von diesem aber hängt wiederum die Entschlußfassung und der Antrieb zum Handeln ab. Weiterhin ist auch die präfrontale Rinde das Integrationsgebiet höchster gei-

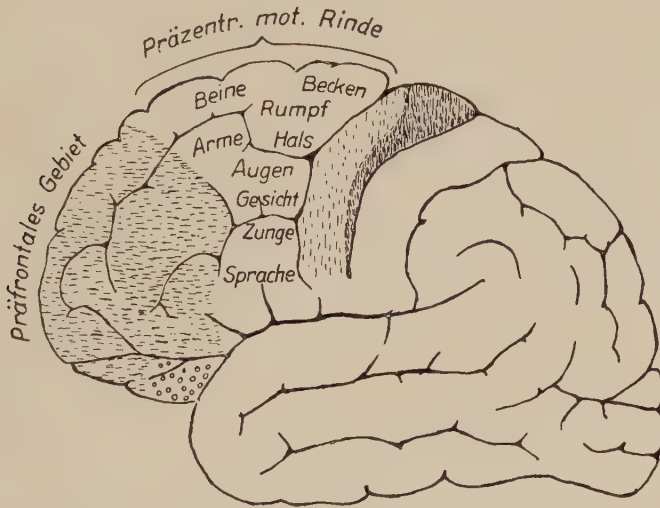


Abb. 9. Funktionell-anatomische Einteilung des Stirnlappens. Schematisch zusammengestellt nach Angaben von Kleist, C. und O. Vogt, Förster, v. Bonim, Fulton u. a. Vordere Zentralwindung senkrecht gestrichelt. Dichte Strichelung: Ursprungsfeld der Pyramidenbahn, bis in die Tiefe der Zentralfurche reichend. Weite Strichelung: der Pyramidenbahn beigeordnete Felder für Innervierung einzelner Muskeln. Präzentrales Gebiet weiß. Zusammengesetzte, affektbetonte Bewegungen. Präfrontales Gebiet quer gestrichelt. Integration der Affekte. Hintere Orbitalwindungen kleine Kreise. Eingeweideempfindungen

stiger Eigenschaften, die die Grundlage der Moral und des ethischen Denkens bilden und bei der Vermenschlichung der Affekte unentbehrlich sind.

Das präzentrale motorische Feld ist zunächst einmal ein mit Kleinhirn und Striatum-Pallidum zusammenarbeitendes Zentrum für geordnete, zusammengesetzte Bewegungen (im Gegensatz zur vorderen Zentralwindung, von der Einzelbewegungen ausgelöst werden). Daß der Impuls der Pyramidenbahn hinzukommen muß, ist bekannt. Uns interessiert hier am meisten, daß die von der präzentralen Region aus induzierten Bewegungen in stärkster Weise von den im präfrontalen Gebiet integrierten Affek-

ten beherrscht werden, sie bekommen dadurch den Charakter von mimischen und Ausdrucksbewegungen. Hierin dokumentiert sich die enge Zusammengehörigkeit der beiden Regionen. Aber damit ist das Zusammenwirken nicht erschöpft: von der präzentralen motorischen Zone aus werden Eingeweidereaktionen ausgelöst, die gleichfalls unter dem Einfluß der Affekte stehen und daher einen mimischen Charakter tragen. Am besten kommt das bei dem Vergießen von Tränen unter dem Einfluß von Kummer und Rührung zum Ausdruck (Pfuhl); aber auch Herztätigkeit und Kreislauf, Atmung, Verdauung, Nierensekretion, Drüsensekretion (z. B. Schweißausbruch) und andere autonome Funktionen unterliegen der affektiven Beeinflussung.

Die Erforschung dieser vom hinteren Teil der Stirnwindungen auslösbaren Eingeweidereaktionen hat schon vor mehr als 75 Jahren begonnen, und es liegen darüber jetzt zahlreiche Arbeiten mit vielen Einzelergebnissen vor. Fulton hat darüber in einem besonderen Kapitel seines Buches unter der Überschrift: „Autonome Repräsentation in der präzentralen motorischen Rinde“ ausführlich berichtet.

Diesen Veröffentlichungen liegen Versuche mit künstlichen oder krankhaften Reizen zugrunde. Eine natürliche Auslösung der affektiv betonten Änderungen an autonomen Funktionen könnte durch die Impulse erfolgen, die von den Affektzentren im präfrontalen Gebiet ausgehen. Dem Auftreten von Affekten müssen Erlebnisse vorangehen, die uns erregen, oder es müssen Erinnerungen an solche Erlebnisse auftauchen. Dies setzt eine Mitwirkung der parieto-temporo-okzipitalen Region voraus.

Auch durch verschiedene Architektonik tritt der grundsätzliche Unterschied in der präfrontalen und in der präzentral-motorischen Rinde sehr deutlich in Erscheinung. Die Felder der präfrontalen Rinde weisen einen granulären, die der motorischen Rinde einen agranulären Typus auf. Wir begnügen uns mit dieser groben Unterscheidung und gehen auf Einzelheiten nicht ein, zumal die Literaturangaben stark voneinander abweichen und die individuellen Variationen sicher sehr groß sind. — In Abb. 9 ist die Grenze der beiden Zonen eingezeichnet, so gut es nach den Literaturangaben möglich war.

Über die vergleichend-anatomischen Verhältnisse gibt es mehrere Untersuchungen (Brodmann, Rose u. Woolsey u. a.). Bei niederen Säugetieren (Igel, Opossum) fehlt die präfrontale Zone völlig, bei Kaninchen, Meerschweinchen und Schaf ist sie nur sehr klein, während die präzentrale motorische Zone immer relativ gut entwickelt ist. Bei Katzen, Hunden und Affen, namentlich den Menschenaffen, nimmt die motorische Region zwar noch immer den Hauptteil des Stirnlappens

ein, aber der präfrontale Anteil ist nun schon beachtlich und in mehrere Areae gegliedert. Beim Menschen mögen präfrontale und motorische Zone (ohne die vordere Zentralwindung) ungefähr gleich groß sein.

Damit stimmen auch unsere anthropologischen Kenntnisse überein. Wir können uns nach der Form des Schädelausgusses ganz gute Vorstellungen machen: Bei den Vorfahren des Neanderthalers ist die Stirn noch sehr niedrig, das präfrontale Gebiet kann also nur schwach entwickelt gewesen sein, obwohl das Gehirn sonst schon recht gut ausgebildet gewesen sein muß. Dies einseitige Zurückbleiben des präfrontalen Gebietes gleicht sich dann während der späteren Diluvialzeit und bis zum Beginn der höheren Kulturen aus.

Funktionelle Grundlagen für die Entstehung der Affekte und die Ausbildung von Temperament und Persönlichkeit

Wir hatten bereits festgestellt:

1. Das präfrontale Gebiet erreicht nur beim Menschen die vollkommene Ausbildung. Bei den höheren Säugetieren ist es zwar vorhanden, aber es ist nur ein Bruchteil von dem entwickelt, was der Mensch besitzt. Bei niederen Säugetieren fehlt das präfrontale Gebiet ganz, oder es ist sehr klein.

2. Wir wissen aus zahlreichen klinischen Beobachtungen, daß beim Menschen im präfrontalen Gebiet höchste geistige Eigenschaften lokalisiert sind, die zwar absolut nicht lebensnotwendig sind, von denen aber die Prägung der Persönlichkeit abhängt.

3. Wir wissen, daß im präfrontalen Gebiet die Integration der Affekte (in der vermenschlichten Form!) stattfindet.

4. Wir haben festgestellt, daß auf die Stirnhirnrinde mächtige, über das Cing. verlaufende Bahnen ausstrahlen, die aus dem Hippokampusgebiet Ur-Affekte und andere primitive Empfindungen, aus dem Hypothalamus Existentialimpulse sowie Eingeweidegefühle und -schmerzen übertragen. Diese Eigenschaften sind konstitutionsgebunden.

5. Nach allem, was wir wissen, ist auch die Cingulumprojektion auf das Stirnhirn eine phylogenetische Neuerwerbung.

So kommen wir zum Schluß, daß im Stirnhirn primitivste bewußte Urinstinkte mit den höchsten geistigen Fähigkeiten des Menschen zusammentreffen, und daß es hier zur Integration dessen kommt, was unter die Begriffe Gemüt, Temperament, Charakter, ethisches Verhalten, Moral, Persönlichkeit fällt.

Es muß aber sehr nachdrücklich darauf hingewiesen werden, daß in den Gedächtniszentren der temporo-parietalen Hirnrinde in

großem Umfang eine Fixierung „erlernter Verhaltensnormen“ stattfindet, und daß leukotomierte Personen sich mit Hilfe dieses Vorrats an erlernten Verhaltensnormen scheinbar so verhalten können wie normale Menschen. Dies ist aber nur bei Erwachsenen möglich. Deshalb darf man, wie erfahrene amerikanische und englische Chirurgen betonen, die Lobotomie nicht bei Kindern und Jugendlichen machen, bei denen eine erlernte Verhaltensnorm noch nicht tief genug eingeprägt ist.

In der Leukotomieliteratur ist dieser Unterscheidung zwischen natürlicher Moral und erlernter Verhaltensnorm nicht immer Rechnung getragen worden. Den Ärzten ist, so scheint es, dieser Unterschied nicht ausreichend bekannt, obwohl ihn die Philosophen und Psychologen kennen. Weiterhin hat der Arzt ein zu großes Interesse daran, das Ergebnis seiner Operation möglichst günstig hinzustellen, und der Patient kommt ihm entgegen, indem er sich bei der Untersuchung möglichst zusammennimmt; er hat ein großes Interesse daran, einen Persönlichkeitsverlust (der ihm vielleicht gar nicht richtig zu Bewußtsein kommt) zu verschleiern. Er hat ja auch gelernt, wie man sich zu verhalten hat.

Es muß darauf hingewiesen werden, daß echte Intelligenzdefekte durch die Leukotomie nicht aufzutreten brauchen. Sie können aber durch Fernwirkungen der Operation (Blutung!) hervorgerufen werden, auch kann die Intelligenz und überhaupt alles „Können“ durch mangelhafte Willens- und Antriebsbildung herabgesetzt erscheinen. — Im allgemeinen gilt die Regel: Das Können und Wissen ist im Parieto-Temporallappen, das Fühlen und Wollen im Stirnlappen lokalisiert.

Im einzelnen stellen wir uns die Integration der Affekte in der präfrontalen Rinde folgendermaßen vor:

1. Der grundlegende Impuls geht wahrscheinlich vom Alt-Großhirn aus, also von der gesamten Hippokampusformation einschließlic Mandelkern, er erreicht die präfrontale Region über das Cing. Die Ur-Affekte tragen einen instinktmäßigen, hemmungslosen Charakter, es handelt sich um eine Ur-Angst, eine Ur-Wut, eine Ur-Gier usw., die ebenso gut bei niederen Tieren auftreten könnten. Auch beim normalen Menschen kommen sie vor: die Urangst kann uns packen, wenn wir aus einem bösen Traum erwachen, die Urwut kann bei Betrunknen zu Gewalttaten führen, usw.

2. Vom Hypothalamus aus erreicht ein Impuls über den Nucl. rostralis und das Cing. die präfrontale Rinde, der nicht als „Affekt“ anzusprechen ist. Wenn sich eine Fliege wegscheuchen läßt, oder wenn ein Schwarm Fische weghuscht, weil ein Schatten aufs Wasser fällt, so geschieht das nicht aus Angst, sondern auf Grund eines Fluchtinstinktes, der für die Existenz der Lebewesen

notwendig ist. Ich habe diesen Impuls als „Existentialimpuls“ bezeichnet. Er kann sich in Augenblicken der Not auch beim Menschen bemerkbar machen. Im übrigen glaube ich, daß er zwar eine auslösende Funktion hat, aber nicht zu Bewußtsein kommt.

3. Ein den Urimpulsen entgegenwirkender Impuls muß von dem Gemeinschaftsdenken ausgehen. Dies bewirkt, daß die Affekte, soweit sie einen feindlichen Charakter haben (Wut, Gier) sich nicht gegen die Genossen der Lebensgemeinschaft richten, daß im Gegenteil die Gemeinschaft (Herde, Sippe, Volk) als Einheit gegenüber den Daseinsgefahren auftritt. Es entwickeln sich dementsprechend auch verbindende Affekte, wie Kameradschaftsinn, Mitleid, Treue und viele andere mehr. Alle Gemeinschaftseigenschaften beruhen auf Erbanlagen, die zwar angeboren sind, aber erst durch das Leben in der Gemeinschaft entwickelt werden. — Wir können für das Gemeinschaftsdenken kein besonderes „Zentrum“ annehmen, die Erbanlagen haben sicher an vielen Stellen der ganzen Großhirnrinde ihre Angriffspunkte, auch schon im Althirn, wie oben erwähnt. Besonders hervorzuheben ist das Sprachzentrum, denn die Sprache dient dem Gemeinschaftsleben. Aber auch das präfrontale Gebiet für Affekt-Integration muß besonders stark beeinflußt werden.

4. Noch stärker antagonistisch zu den Ur-Affektimpulsen verhalten sich jene Impulse, die von der höchsten Form des Denkens ausgehen, die die Philosophen als „Erleben des Erhabenen“ oder als „Erleben der höchsten Werte“ zu bezeichnen pflegen. Erst durch die Fähigkeit zum Werterleben wird das Gegengewicht geschaffen, das aus den auf die Stirnhirnrinde projizierten tierischen Existentialimpulsen und Uraffekten wirklich menschliche Affekte macht. Dabei entstehen die Grundlagen der natürlichen Moral und des ethischen Fühlens.

Wir wissen, daß auch die Fähigkeit zum Werterleben an Erbanlagen gebunden ist und daher beim Menschen sehr ungleichmäßig in Erscheinung tritt. Diese Kenntnis ist wichtig für Gutachten über moralische Zurechnungsfähigkeit. Man muß daran denken, daß es, wie schon geschildert, neben der natürlichen auch eine angelernte Moral, richtiger eine „erlernte Verhaltensnorm“ gibt, die echte Moral vortäuschen kann.

Ferner wissen wir, daß die natürlichen moralischen Fähigkeiten an die Intaktheit der präfrontalen Rinde gebunden

sind. Durch alle präfrontalen Verletzungen und Erkrankungen, durch die beiderseitige, radikale präfrontale Leukotomie, aber auch nach Schwund der Rindensubstanz bei Paralyse, bei Alzheimer-scher oder Pickscher Atrophie, auch nach gewissen, die Nerven-substanz angreifenden Vergiftungen geht die Fähigkeit zum Wert-erleben verloren. Seit den Arbeiten von Kleist und Feucht-wanger gibt es eine große Literatur über dies Thema. Schon sehr lange bekannt ist das Krankheitsbild, das bei völligem Fehlen der Erbanlagen für das Werterleben entsteht („Moral Insanity“, Prichard 1835).

Die sicher bewiesene Lokalisation in der Stirnhirnrinde und die vielfältige Erfahrung über die Zerstörbarkeit dieser geistigen Anlagen, ferner unsere Kenntnisse über die Vererbbarkeit tragen dazu bei, die Fähigkeit zum Werterleben als eine an Materie gebundene und auf anatomisch nachweisbaren Wegen sich vollziehende Funktion anzusehen. Dies ist um so erstaunlicher und hinsichtlich der Kausalität unerklärlicher, als das Werterleben im Transzendentalen seine Wurzeln zu haben scheint, das doch einer naturwissenschaftlichen Erforschung entzogen ist. Aber es ist dem Menschen nun einmal gegeben, diese transzendentalen Werte als etwas Wirkliches zu empfinden, er richtet sein Leben danach ein und tut das in einem um so höheren Maße, auf einer je höheren geistigen Stufe er steht.

5. Noch eine fünfte wichtige Impulsgruppe muß bei der Affekt-integration eine wichtige Rolle spielen. Es handelt sich um die Tonusregelung. Nicht nur die Muskulatur unterliegt einem Tonuswechsel, kann schlaff oder straff sein und in sehr verschiedener Weise auf Reize reagieren. Auch bei der Affektge-bah-rung spielen anfeuernde und dämpfende Momente eine sehr große Rolle, entsprechend bietet das Temperament, je nach der Tonusregelung, einen ganz verschiedenen Eindruck. Weiter kann man von einer Tonusregelung der Sprache reden: diese kann matt, kühl, energisch, feurig wirken.

Man kann nicht behaupten, daß wir schon ganz sicher wüßten, wie diese Tonusregelung zustande kommt. Ich hatte es in meiner Leukotomiearbeit als wahrscheinlich hingestellt, daß die beiden Bahnen im vorderen (basiswärts gelegenen) Rand der inneren Kapsel für die Tonusregelung verantwortlich seien. Es handelt sich einmal um die ziemlich kräftige Bahn, die aus dem dorso-medialen Thalamuskern kommt (vgl. die Schilderung im ana-

tomischen Abschnitt), außerdem um die Bahn, die das präfrontale Gebiet mit der Brücke und dem schwarzen Kern in Verbindung bringt, und die in der amerikanischen Literatur als präfrontopontine Bahn oder als Arnoldsches Bündel bezeichnet wird. Beide Bahnen verlaufen, wie geschildert, in den gleichen Bündeln der inneren Kapsel. Der Nucl. dorsomedialis steht durch ein anderes starkes Bündel mit dem Pallidum in Verbindung (Abb. 7). So liegt es nahe, zu vermuten, daß die beiden Bahnen, die mit Kleinhirn und Pallidum, den beiden Tonuszentren, verbunden sind und wahrscheinlich einen „Leitungsbogen“ im Sinne von Elze bilden, der Tonusregelung dienen. — Auch für diese Funktion ist anzunehmen, daß sie konstitutionsgebunden ist.

Der in den beiden letzten Jahrzehnten vornehmlich in der ausländischen Literatur vertretene Ansicht, daß der Nucl. dorsomedialis der Affektentstehung diene und entsprechende Impulse auf die vordere Stirnhirnrinde projizierte, bin ich in meiner Leukotomiearbeit ganz entschieden entgegengetreten. Der Zusammenhang mit der Affektentstehung war eine Annahme, die sich nur darauf stützte, daß dieser Kern auf das präfrontale Gebiet projiziert und bei Leukotomierten teilweise degeneriert. Das reicht aber nicht aus! Wir wissen durch die Untersuchung von Hassler und durch ähnliche Untersuchungen amerikanischer Autoren, daß der dorsomediale Kern nicht nur auf das präfrontale Gebiet, sondern auf die Rinde des ganzen Stirnlappens projiziert, einschließlich Sprachzentrum. — Wir gestehen zwar dem dorsomedialen Kern, indem wir ihn an der Tonusregelung teilnehmen lassen, auch eine wichtige Rolle zu, wir glauben aber nicht, daß der eigentliche, grundlegende Impuls für die Affektintegration von ihm ausgeht.

Konstitutionelle Bindung

Durch die Konstitutionsforschung, insbesondere das allgemein bekanntgewordene Buch Kretschmers über Körperbau und Charakter, wissen wir, daß zwischen Körperbau und Temperament eine konstitutionelle Bindung besteht, d. h., daß gewisse wichtige, das Temperament formende Faktoren gemeinsam vererbt werden mit den Faktoren, die die Körperform bedingen. Wir nehmen bekanntlich jetzt an, daß im Mittelpunkt des konstitutionellen Vererbungsgeschehens der Hypothalamus steht. Die gleiche, als Entelchie wirksame Erbmasse, aus sicher sehr vielen, irgendwie aneinander gekoppelten Genen bestehend, bedingt den morphologischen und den funktionellen Aufbau des Hypothalamus und gleichzeitig einerseits Bau und Funktion der Hypophyse

und des ganzen hormonalen Apparates, andererseits Bau und Funktion anderer Althirnteile, z. B. auch der Hippokampusformation.

Das Stirnhirn erhält also aus zwei an den Konstitutionskomplex erbmäßig gebundenen Formationen Impulse, die die Temperamentbildung maßgeblich beeinflussen. Es ist auch einigermaßen wahrscheinlich, daß der Nucl. dorsomedialis und damit die Tonusbahnen unter Konstitutionsbindung stehen. Dies genügt, um das Temperament in den konstitutionellen Komplex einzuordnen, obwohl es sicher ist, daß der psychische Antagonist, die Fähigkeit zum Werterleben, unabhängig von der Konstitution vererbt wird.

Ich habe über diesen ganzen Fragenkomplex kürzlich in einer Schrift: „Warum verlegen wir unsere Seele in das Herz?“ berichtet und verweise wegen aller Einzelheiten darauf.

Die funktionelle Bedeutung der präzentralen motorischen Zone

Die präzentrale Zone hat zwei sehr verschieden anmutende und doch zusammengehörige Aufgaben. Sie dient einmal der Motorik, und andererseits gewissen Eingeweidereaktionen und sonstigen autonom gesteuerten Funktionen. Das Charakteristische ist, daß in beiden Fällen eine von der präfrontalen Affektzone ausgehende affektive Beeinflussung den Bewegungen oder den autonomen Reaktionen die besondere Note gibt. Die Bewegung wird auf diese Weise zur mimischen oder Ausdrucksbewegung, auch die entsprechende Änderung der autonomen Funktion trägt einen affektiven, man könnte auch sagen, mimischen Charakter. Verzerrung der Gesichtsmuskeln verbindet sich mit dem Vergießen von Tränen, Zittern mit Schweißabsonderung, aufgeregtes Handeln mit Pulsbeschleunigung, usw.

Es ist gar nicht leicht, sich das Zustandekommen der Ausdrucksbewegungen und der entsprechenden autonomen Reaktionen vorzustellen. Wir gehen für die Bewegungen am besten von einem Hauptleitungsbogen (im Sinne von Elze) aus, der mit seinem aufsteigenden Ast vom Nucl. dentatus (also vom Kleinhirn) kommt, im Nucl. lateroventralis thalami (vgl. morph. Teil) umgeschaltet wird und den zugehörigen Integrationsort in der präzentralen Rinde erreicht. Von hier geht dann als absteigender Ast die kortikopontine Bahn ab, die mit starken Kollateralen von der inneren Kapsel aus sowohl Striatum wie Pallidum erreicht. (Ich kann mich nicht entschließen, den amerika-

nischen Physiologen zu folgen, die, wie etwa Kennard, kurze, besondere Bahnen zwischen Rinde und Striatum annehmen).

Neben diesem Hauptleitungsbogen müssen wir für die Integration der Motorik in der präzentralen Rinde noch weitere Bahnen annehmen:

2. Nach Ansicht der meisten modernen Physiologen und Neurologen erreichen Fasern der Tiefensensibilität direkt oder indirekt die frontomotorische Region. Sie vermitteln das Muskel- und Gelenkgefühl und sind Voraussetzung für geordnete Bewegungen, vor allen Dingen für Gleichgewichtshaltung. Man denke an die Ausfälle bei Tabes!

3. Fast ebenso wichtig ist die Kontrolle durch die Augen. Das okzipitofrontale Bündel verbindet den Hinterhauptslappen mit dem präzentralen motorischen Gebiet. Bei Verlust von Tiefensensibilität und Augenkontrolle ist die Gleichgewichtshaltung unmöglich geworden: Rombergscher Versuch.

4. Kommissurenfasern aus dem Balken. Bedeutung selbstverständlich.

5. Motorische Impulsbahnen als kurze Assoziationsfasern aus dem Ursprungsgebiet der Pyramidenbahn.

6. Psychogene Impulsbahnen: Psychische Ursache, Entschlußfassung, Übertragung des Willens. Hier sind Impulse gemeint, die auch bei Leukotomierten noch wirksam sind, also von den Affekten unabhängig sind.

7. Tonusregelnde Bahnen, wozu auch Fasern aus dem dorsomedialen Thalamuskern gehören.

8. Schließlich, aber mit als wichtigste formende Bahn, kommen dazu die Affektbahnen aus der präfrontalen Rinde, die den geordneten Bewegungen ihre besondere Note als Ausdrucks- oder mimische Bewegungen geben. Wir wissen allerdings nicht, ob die Integration der mimischen Ausdrucksform bereits in der Rinde erfolgt, oder ob im Striatum-Pallidum für diesen Zweck ein größerer Integrationsapparat zur Verfügung steht. Das Letztere ist wahrscheinlicher.

Wir müssen uns den Zusammenhang ähnlich vorstellen wie bei den Sinneszentren: Die präfrontale Region mit ihrer Affektintegration ist mit einem Sinneszentrum zu vergleichen: das Gesehen trägt hier einen sensorischen Charakter. Daneben

liegen die Verwertungszentren, in denen die Affekte auf Motorik, Sprache und autonome Funktionen ihren Einfluß ausüben, hier trägt das Affektgeschehen einen effektorischen Charakter.

Wie die motorischen Bahnen vom Pallidum weiter absteigen, ist ausreichend lehrbuchmäßig bekannt.

Wie vollzieht sich nun die Integration der affektiven Beeinflussung von Eingeweidetätigkeit und sonstigen autonomen Funktionen?

Auch hier gehen wir am besten wieder von einem geschlossenen Leitungsbogen aus. Der aufsteigende Schenkel kann die frontomotorische Region nur über das Cing. erreichen. Es ist am wahrscheinlichsten, daß diese Bahnen von den Integrationsorten der orbitocingulären Region ausgehen, die ihrerseits in der oben geschilderten Weise aus der Hippokampusregion und dem Hypothalamus ihre Impulse empfangen. Wenig wahrscheinlich ist es, daß Bahnen vom Hippokampus bis zur präzentralen motorischen Rinde durchlaufen. Eher könnte ich mir vorstellen, daß Fasern aus dem Hypothalamus und dem rostralen Kern nach Durchquerung des Cing. die präzentrale Region erreichen. Dies wäre dann ein zweiter aufsteigender Schenkel des Hauptleitungsbogens.

An ganz bestimmten Stellen der präzentralen motorischen Rinde sind dann die Orte der „autonomen Repräsentation“, von hier aus lassen sich durch elektrische Reizung autonome Funktionen auslösen, und zwar anscheinend leichter als motorische Funktionen. Es liegen darüber zahlreiche experimentelle Arbeiten vor, über die Fulton ausführlich berichtet, jedoch lassen sich die Ergebnisse der Tierversuche nicht ohne weiteres auf den Menschen übertragen.

Die genannten Orte werden anscheinend noch von Fasern des dorsomedialen Kernes (Tonusregelung) und vor allen Dingen von Fasern aus dem präfrontalen Affektintegrationsgebiet erreicht, die unter natürlichen Verhältnissen beim Menschen den auslösenden Impuls liefern. Aber der Umstand, daß hier in der Rinde der frontomotorischen Region eine Anzahl Bahnen sich vereinigen, und daß hier der absteigende Schenkel der Hauptleitungsbahn beginnt, beweist noch nicht, daß in dieser Rindenregion selbst die Affekteinwirkung auf die autonomen

Funktionen zustande kommt. Der absteigende Schenkel erreicht zunächst, wie wir das auch für die motorischen Bahnen angenommen hatten, das Striatum-Pallidum, und hier dürfte nun gleichfalls das Hauptintegrationszentrum auch für die autonomen Funktionen liegen.

Wenn hier kurz von „affektiver Beeinflussung“ die Rede ist, so ist stets mitgemeint die Beeinflussung durch die Stimmungslage, durch das Temperament, kurzum durch alles, was zum Begriff der seelischen Konstitution gehört.

Auch Fulton scheint die affektive Beeinflussung der autonomen Funktionen hauptsächlich in das Striatum zu verlegen. Er sagt in der Diskussion zum Kapitel „Autonome Repräsentation usw.“: „Die früheren Beobachtungen von Hale White (1890) und seine Studien über Reizung des Striatums zeigen, daß das Neostriatum¹ eine bedeutende Rolle bei der Regelung der autonomen Funktionen spielt. Der genaue Charakter dieser Regulation ist noch nicht erforscht worden, aber viele Störungen in der autonomen Sphäre — Speichelfluß, Hyperhidrosis, Tränenfluß — die die klinische Läsion des Striatums begleiten, deuten auf seine aktive Teilnahme an diesen Funktionen hin“. —

Die Striatum-Pallidum-Formation hat noch andere Funktionen als die hier erwähnten; darauf kann nicht eingegangen werden.

Die für die autonomen Kerne des Hirnstammes und Rückenmarks bestimmten efferenten Bahnen des Pallidums brauchen nicht auf dem Weg der motorischen Bahnen über die Mittelhirnkerne zu verlaufen. Vom Pallidum entspringt, wie Weischedel gezeigt hat, einer der Ursprungsschenkel der zentralen Haubenbahn. Diese erreicht alle autonomen Kerne im Hirnstamm und hat Anschlüsse nach dem Rückenmark. Auch ein Verlauf über den Hypothalamus durch die pallidohypothalamischen Bahnen und vom Hypothalamus weiter über das dorsale Längsbündel (Schützsches Bündel) wäre möglich. Eine Diskussion darüber gehört nicht hierher.

Zusammenfassung

Das Cing. ist eine starke, leicht präparierbare Bahn, die im Mark des ganzen Gyrus fornicatus liegt. Sie ist einerseits die Assoziationsbahn der orbitocingulären und der Hippokampus-

¹ Als Archistriatum bezeichnete Fulton den Mandelkern.

formation, andererseits verbindet sie die phylogenetisch ältesten Teile des Telenzephalons, nämlich Mandelkern und Hippokampusgebiet, mit den phylogenetisch jüngsten Rindengebieten im Frontalhirn.

Am stärksten ist das Cing. vor und über dem Balkenknie entwickelt; es empfängt hier aus der inneren Kapsel einen starken Faserzug, der aus dem Hypothalamus stammt und das Cing. über den Nucl. rostralis thalami und das Stratum zonale erreicht, und gibt zahlreiche Fasern zur Rinde des ganzen Stirnlappens ab. Diese über das Cing. herangeführten Impulse beziehen sich z. T. auf Eingeweidefunktionen, z. T. handelt es sich um Ur-Affektimpulse und um die noch primitiveren Existentialimpulse.

Im präfrontalen Gebiet, das sich aus granulären Feldern zusammensetzt, findet die Integration der Affekte in ihrer vermenschlichten Form statt, sie entstehen aus dem Zusammenwirken der über das Cing. herangeführten Impulse mit solchen, die teils aus der Hirnrinde, teils aus dem Thalamus stammen. Auf der affektiven Reaktionsbereitschaft beruht das Temperament. Infolge der erbmäßigen, konstitutionellen Bindung der paläozerebralen Funktionen ist auch das Temperament in den Konstitutionskomplex einbezogen. Zu diesem Bindungskomplex gehören aber nicht die höheren geistigen, in der Stirnhirnrinde lokalisierten Funktionen (Wert-Erleben, natürliche Moral, usw.).

In der aus agranulären Feldern bestehenden präzentralen motorischen Zone werden zusammengesetzte, unter Affekt einfluß stehende und daher mimisch und ausdrucksmäßig geformte Bewegungen vorbereitet; außerdem finden sich hier Orte für psychische Beeinflussung autonomer Funktionen. Der gemeinsame Hauptintegrationsapparat für Psychomotorik und alle andern psychosomatischen Relationen scheint aber im Striatum-Pallidum zu liegen.

Literatur

Beevor: Philos. transactions 1891. — Brodal, A.: The hippocampus and the sense of smell. A review. Brain 70 (1947). — Brodmann, K.: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Barth, Leipzig 1909. — Ders.: Verh. Anat. Ges. 1912 in München. — Burdach: Vom Bau und Leben des Gehirns. Leipzig 1819—1826. — Cajal,

Ramon y: Über feinere Struktur des Ammonshornes. *Z. wiss. Zool.* **56** (1893). — Clara, Max: Das Nervensystem des Menschen. Leipzig 1942. — Le Gros Clark, W. E., and Boggon, R. H.: On the connections of the medial cell groups of the thalamus. *Brain* **56** (1933). — Le Gros Clark and Meyer, M.: The terminal transactions of the olfactory tract in the rabbit. *Brain* **70** (1947). — Le Gros Clark, W. E.: The connexions of the frontal lobes of the brain. *Lancet* **254** (1948) 353. — Déjerine, J.: Anatomie des centres nerveux. Tome I, Paris 1895. — Etinger, Ludwig: Bau und Verrichtungen des Nervensystems. 3. Aufl., Leipzig 1921. — Elze, Curt: *Z. Anat. u. Entw.gesch.* **94** (1931). — Ders.: *Z. Anat. u. Entw.gesch.* **88** (1928). — Flechsig, Paul: Anatomie des menschlichen Gehirns und Rückenmarks auf myelogenetischer Grundlage. 1. Bd., Leipzig 1920. — Feuchtwanger, Erich: Die Funktionen des Stirnhirns. Monogr. Neurol. Psychiatr., Heft 38, Springer, Berlin 1923. — Freeman, W., and Watts, J. W.: Prefrontal lobotomy in agitated depression. *Med. Ann. Distr. Columbia (Am.)* **5** (1936). — Fulton, John F.: Frontal lobotomy and affective behavior. A neurophysiological analysis, New York 1951. — Ders.: Physiologie des Nervensystems. Deutsche Ausgabe, Stuttgart 1952. — Golgi, C.: Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano 1886. — Gottschick, Johann: Die Leistungen des Nervensystems. Jena 1952. — Greving, R.: Die zentralen Anteile des vegetativen Nervensystems. *Handb. d. mikroskop. Anatomie d. Menschen* (v. Möllendorff), Bd. 4, 1. Teil, Berlin 1928. — Hassler, Rolf: Über die Thalamus-Stirnhirnverbindungen beim Menschen. *Nervenarzt* **19** (1948). — Henschen, C., Klingler, J. und Riechert, T.: Kraniocerebrale Korrelationstopographie thalamo-frontaler Bahnen und gezielte Hirnoperationen. *Langenbecks Arch. und Dtsch. Z. Chir.* **273** (Kongreßbericht) (1953.) — Kennard, J.: Neurophysiology **7** (1944). — Kleist, Karl: Kriegsverletzungen des Gehirns. In: *Handbuch ärztlicher Erfahrungen im Weltkrieg 1914/18*. Leipzig 1922—1934. — Klingler, Josef: Die makroskopische Anatomie der Ammonsformation. Zürich 1948 (Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. Bd. 78). — Ders.: Démonstration des faisceaux entre le noyau interne de la couche optique et le lobe frontal du cerveau humain. *Extr. Compt. rend. de l'Association des Anatomistes*. 39. Réunion 1952. — Krause, Rud.: *Mikr. Anat. d. Wirbeltiere, I. Säugetiere*. Berlin und Leipzig, 1921. — Meyer, A., Beck, E., and McLardy, T.: Prefrontal leucotomy. *Brain* **70** (1947). — Moniz, Egas: Tentatives opératoires dans le traitement de certaines psychoses. Masson et Cie, Paris 1936. — Pfuhl, Wilh.: Warum weinen wir bei Kummer, Schmerz und Rührung? *Med. Mschr.* **9** (1953). — Ders.: Stellungnahme zum Problem der präfrontalen Leukotomie. *Nervenarzt* **25** (1954) Heft 1. — Ders.: Warum verlegen wir unsere Seele in das Herz? *Wiss. Z. Universität Greifswald Jg. III, 1953/54 Math.-naturw. Reihe* 6/7. — Riley, H. A.: Atlas of the basal ganglia, brain stem and spinal cord. Baltimore 1943. — Rose, J. E., and Woolsey, C. N.: The orbitofrontal cortex and its connections with the medio-dorsal nucleus in rabbit, sheep and cat.

Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis. **27** (1948). — Sala, Luigi: Zur Anatomie des großen Seepferdefußes. *Z. wiss. Zool.* **1891**. — Schäfer, Beitrag zur Histologie der Ammonshornformation. *Arch. mikrosk. Anat.* **39** (1892). — Spencer, W. G.: *Philos. transact.* **185 B** (1894). — Tilney, Fr.: The hippocampus and its relations to the corpus callosum. *Bull. Neurol. Inst. (New York)* **7** (1938). — Walker, A. E.: The primate thalamus. Chicago, University of Chicago Press 1938. — Weisschedel: Die zentrale Haubenbahn. *Z. ges. Neurol. Psychiatr.* **158** (1937). — Westenhöfer, M.: Der Eigenweg des Menschen. Berlin 1942. Ge-
kürzte Ausgabe Heidelberg 1948.

*Aus dem Anatomischen Institut der Humboldt-Universität Berlin
(Direktor: Professor Dr. med. et phil. A. Waldeyer)*

Zur Morphologie und Funktion von Zellaggregaten im Ganglion stellare des Menschen

Von

W. Kirsche

Mit 6 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 18. Mai 1954)

Im Gegensatz zum cerebrospinalen Nervensystem ist auf dem Gebiete der Zytoarchitektonik im Bereiche der großen Ganglien des vegetativen Systems infolge der sehr komplizierten morphologischen Verhältnisse noch wenig bekannt. Dabei verhält es sich jedoch nicht so, daß die großen Ganglien des vegetativen Systems keinerlei Ordnung der Nervenzellen und ihrer Fortsätze erkennen ließen, sondern man findet doch einige Anhaltspunkte, die wenigstens zum Teil auf eine gewisse morphologische und funktionelle Gliederung hinweisen.

Im Schrifttum findet man zu dieser Frage einzelne grundsätzliche Feststellungen oder auch gelegentlich Bemerkungen im Zusammenhang mit anderen Untersuchungen. In einer sehr lesenswerten Schrift haben Herzog und Günther (1938) auf eine Einteilung der Ganglienzellen in Felder aufmerksam gemacht, und sie betonen, daß man innerhalb dieser Felder „eine ausgesprochene Gruppenbildung von Ganglienzellen in Gestalt von Aggregaten oder Assoziationen zweier, dreier oder mehrerer Nervenzellen . . .“ beobachten kann. Weitere Angaben zu dieser Frage stammen von Dahl (1916), Szantroch (1933, 1935, 1938), Greving (1935), Palumbi (1939), Stöhr (1941), De Castro (1951), Herzog (1948, 1950, 1951), Jabonero (1953) und anderen.

Die Frage nach einer gewissen Ordnung der Nervenzellen innerhalb der großen Ganglien des vegetativen Systems habe ich an Hand von Schnitten durch das Ganglion stellare des Menschen

studiert. Dabei wurden die Ganglien von gesunden jungen Individuen im Alter von 19 bis 31 Jahren mit der Imprägnation nach Cajal bei Alkohol-Ammoniak-Fixierung untersucht. Die Untersuchung zahlreicher Serienschnitte ergab, daß nur ein Teil der in den Präparaten sichtbaren Ganglienzellen an einer sogenannten Aggregatbildung (Herzog) beteiligt war. Besonders Ganglienzellen vom sogenannten Glomerulotypus nehmen an der Konstruktion dieser Zellaggregate im Ganglion stellare des Menschen teil. Diese Ganglienzellen sind im Schrifttum bereits vielfach in den verschiedensten Ganglien des vegetativen Systems beschrieben worden. Hier seien nureinige Untersuchungen genannt: Ranson und Billingsley (1918), Pines und Friedmann (1929), Greving (1935), Stöhr (1941), Herzog (1951), de Castro (1932, 1951).

Ganglienzellen vom Glomerulotypus, wie sie in Abb. 1 a und 1 b wiedergegeben sind, konnten als häufiger Befund im Ganglion stellare erhoben werden. Ich kann de Castro (1951) durchaus zustimmen, wenn er angibt, daß solche Glomerula nicht nur aus dem Fortsatzmaterial der im Blickfeld dargestellten Ganglienzelle aufgebaut sind, sondern daß noch weitere Fortsätze von entfernt liegenden Ganglienzellen hinzukommen. Ich konnte des öfteren beobachten, daß das von anderen Ganglienzellen stammende, das Glomerulum bildende Fasermaterial stets intensiver imprägniert ist, als jene Fasern des Glomerulum, die zur dargestellten Ganglienzelle gehören. Die in der Abb. 1 wiedergegebenen Glomerula zeigen neben dem Fasermaterial, welches das Glomerulum bildet, noch außerdem sogenannte Endkolben, die entweder als auswachsende Sprossen (Abb. 1 b, linke Zelle) der im Blickfeld sichtbaren Ganglienzelle oder aber auch als Synapse mit kleinem Transmissionsfeld einer weiter entfernt liegenden Ganglienzelle aufzufassen sind. Ob die eine oder andere Form des Endapparates vorliegt, mit anderen Worten, ob es sich um eine tätige Synapse mit allen physiologischen Vorgängen der Transmission der Erregung handelt oder ob hier nur auswachsende Sprossen mit sogenannten Wachstumskugeln vorliegen, die ihr synaptisches Wirkungsfeld noch nicht erreicht haben oder auch gar nicht erreichen, läßt sich mit den uns zur Verfügung stehenden Methoden der histologischen Technik nicht immer mit Sicherheit entscheiden. Daß aber diese kugel- oder kolbenförmigen Endapparate nicht nur regenerierende Sprosse darstellen, sondern auch den Struk-

turen einer aktiv tätigen Synapse zugerechnet werden müssen, darf mit Sicherheit angenommen werden. Dabei glaube ich, daß das eine aus dem anderen entstehen kann. Im übrigen zeigt die prinzipielle Konstruktion der Synapse im Bereiche des Zentral-



Abb. 1a

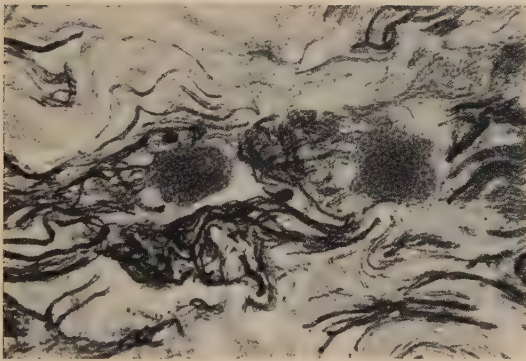


Abb. 1b

Abb. 1. Ganglienzellen vom Glomerulotypus mit Endkolben aus dem Ganglion stellare des Menschen. Versilb. nach Cajal, 10 μ , Mikrophotographie, Vergr. etwa 350fach¹

nervensystems grundsätzlich gleiches Verhalten, und so beschreibt zum Beispiel Hoff (1952) zahlreiche ring- oder kugelförmige Endapparate und gibt von diesen Strukturen außerordentlich eindrucksvolle und überzeugende Abbildungen seiner Arbeit bei, so daß an der Realität dieser Form der Synapsen im Zentralnervensystem nach meiner Auffassung nicht gezweifelt

¹ Sämtliche Mikrophotographien wurden mit der Kleinbildkamera Exakta-Varex VX der Ihagee Kamerawerke Dresden angefertigt.

werden kann. Auf Grund des multiformen Charakters der synaptischen Formation (Kirsche 1954 b) in den großen Ganglien des vegetativen Systems entsprechen diese kugel- und ringförmigen Endapparate im Bereiche des Zentralnervensystems nur einem kleinen Teil der Synapsen im vegetativen Nervensystem. Es überwiegen im vegetativen System zweifellos andere Formen der Synapsen, auf die hier nicht eingegangen werden soll.

Über die Bedeutung der sogenannten Glomerula gehen die Meinungen stark auseinander. De Castro (1951) sieht in diesen Bildungen zum Teil eine besondere Verbindungsart der Ganglienzellen des vegetativen Systems. Stöhr (1941) dagegen betont: „Die ‚Glomerulos‘ sind offenbar weder als ein Zufallsprodukt, noch als eine besondere Verbindungsart, noch lediglich als eine Oberflächenvergrößerung von zwei oder mehreren Ganglienzellen anzusehen.“ Stöhr schreibt dem sog. Nebenzellplasmodium bei der Entstehung solcher Glomerula große Bedeutung zu und betont, daß es darauf ankomme, „das Nebenzellplasmodium auf eine besonders enge Weise an das vegetative Nervensystem anzuschließen.“ Stöhr ist zweifellos im Recht, wenn er angibt, daß im Bereiche der Glomerula eine gewisse Konzentration der peripheren gliösen Zellen zu beobachten ist. Ich glaube jedoch nicht, daß das Prinzip der sogenannten Glomerula darin liegt, das Nebenzellplasmodium zu innervieren, sondern vielmehr, daß hier eine besondere Form der Synapse gegeben ist, zu der eine Konzentration der peripheren gliösen Elemente gehört. Ich habe in keinem Fall im Bereiche der Entwicklung eines Glomerulum eine wirkliche Verschmelzung der verschiedenen Fortsätze des Faserknäuels gesehen, so daß man annehmen muß, daß die Übertragung der Erregung in einer solchen Knäuelbildung durch Parallelkontakt der verschiedensten Nervenfasern vor sich geht. In einem solchen Fall würde eine Synapse mit großem Transmissionsfeld vorliegen. Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß nicht alle Glomerula morphologischer Ausdruck für eine funktionstüchtige Synapse sind, sondern ein Teil dieser Gebilde muß auch lediglich als Ausdruck einer einseitigen Orientierung der Fortsätze einer Ganglienzelle aufgefaßt werden. Solche Knäuelbildungen stellen selbstverständlich zunächst keine Synapse dar. Man könnte sich jedoch vorstellen, daß sie dann zur echten Synapse werden können, wenn andere Nervenfasern entfernt liegender Ganglienzellen den Anschluß an diese Knäuelbildung erreicht haben. Daraus läßt sich

schließen, daß auch diese Formen der Synapsen keine starren unabänderlichen Strukturen darstellen, sondern veränderlich sind. In diesem Zusammenhang muß erneut auf die große Bedeutung der Untersuchungen von Weber (1943—1952) und seiner Schule über zyklische Veränderungen der Synapse hingewiesen werden. Man kann vermuten, daß diese Veränderlichkeit nicht nur auf die umschriebenen Synapsen mit kleinem Transmissionsfeld (Weber und seine Schule, Jabonero 1953, Kirsche 1954a) beschränkt ist, sondern auch in jenen Formationen vorkommt, die hier beschrieben wurden.

Daß bei der Entwicklung eines Glomerulum aus Nervenfasern zweier oder mehrerer Ganglienzellen eine besondere Verbindungsart und damit eine Erregungsüberleitung von einer auf die andere Zelle vorliegt, muß als sicher angenommen werden. Die spezifische Leistung des Nervenfasermaterials ist die der Erregungsleitung, und wenn zwei Nervenzellen ihre Fortsätze zueinander orientieren, so wird das wahrscheinlich nur den Sinn der Übertragung der Erregung von einer Nervenfaser auf die andere haben. Ich kann demnach Stöhr nicht zustimmen, wenn er angibt, daß in solchen Fällen lediglich die Innervation des sogenannten Nebenzellplasmodiums eine Rolle spielen soll. Ich glaube vielmehr, daß hier eine Synapse mit großem Transmissionsfeld vorliegt, bei der diese Gliazellkonzentration für den normalen Funktionsablauf innerhalb dieser Synapse eine gewisse Rolle spielt.

Während man bei einer Ganglienzelle vom Glomerulotypus nicht immer mit Sicherheit erkennen kann, ob hier eine besondere Verbindungsart zweier Nervenzellen gegeben ist oder ob lediglich eine einseitige Orientierung der Fortsätze vielleicht als Vorbereitung auf eine gegebenenfalls später sich entwickelnde synaptische Verbindung vorliegt, so verhält es sich anders bei den sogenannten Zweizellen-Aggregaten. Nicht selten konnte im Ganglion stellare beobachtet werden, wie Ganglienzellen vom Glomerulotypus ihre Fortsätze zueinander orientieren und ein einziges Knäuel bilden. Dieser Befund deckt sich mit den Angaben von Herzog (1938), der das gleiche Verhalten im Ganglion cervicale craniale beschrieben hat. Man erkennt in der Abb. 2 eine mächtige Verschlingung kurzer Fortsätze beider Ganglienzellen zu einem typischen Glomerulum. Derartige Zweizellen-Aggregate konnte ich in allen von mir untersuchten Ganglien beob-

achten, die ausnahmslos von jungen Individuen stammten, so daß ich mich nicht entschließen kann, diese Bilder dem pathologischen Geschehen zuzurechnen. Außerdem unterscheidet sich die hier dargestellte Formation von den ausgesprochenen hypertrophischen und hyperplastischen, zweifellos pathologischen Bildern zahlreicher Autoren (Herzog 1951, Stöhr 1941, Feyrter

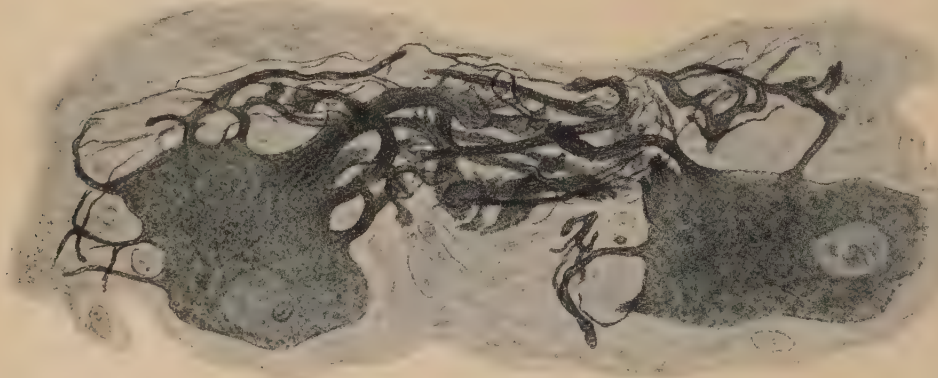


Abb. 2. Ganglienzellen vom Glomerulotypus, ein Zweizellen-Aggregat bildend. Ganglion stellare, Mensch. Versilb. nach Cajal, 10 μ , Vergr. 1100fach. Zeichnung von Christa Figura

1951). Im übrigen spricht die in Abbildung 2 erkennbare Massivität der am Glomerulum beteiligten Fortsätze nicht gegen den normalen Charakter einer synaptischen Verschaltung, da massive Fortsätze für einen elektrischen Vorgang, wie er bei der Transmission der Erregung denkbar wäre, nicht ungeeignet sind, worauf Herzog (1941) mit Recht aufmerksam macht. Auch in diesem hier abgebildeten Zweizellen-Aggregat ist mir niemals der Nachweis eines direkten Zusammenhanges der am Faserknäuel beteiligten Fortsätze gelungen, was auch Stöhr (1941) angibt. Die Entwicklung solcher Glomerula, wie sie in Abb. 2 wiedergegeben sind, ist auch von Pines (1927, 1928), Slavich (1932), Szantroch (1935), Kuntz (1938), Herzog (1938) u. Stöhr (1941) beschrieben worden.

Im Bereiche solcher Zweizellen-Aggregate findet man nicht selten umschriebene kugelförmige Endapparate in der gleichen Form, wie sie oben in den Ganglienzellen vom Glomerulotypus beschrieben wurden (Abb. 3a). Auch Herzog faßt diese Endapparate mit vollem Recht wenigstens teilweise als Synapsen auf (vgl. Herzog 1938, Abb. 7). Solche Endapparate sind zum Teil

tief in das Zytoplasma der Nervenzelle eingegraben, was aus Abb. 3a deutlich ersichtlich ist und was auch Stöhr (1935) und Herzog (1926 u. 1945) beobachten konnten.

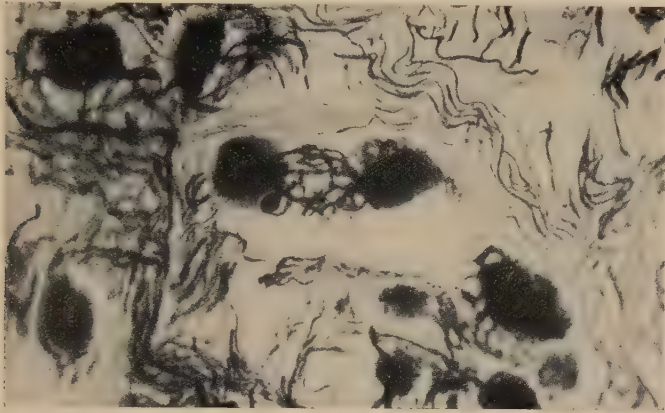


Abb. 3a

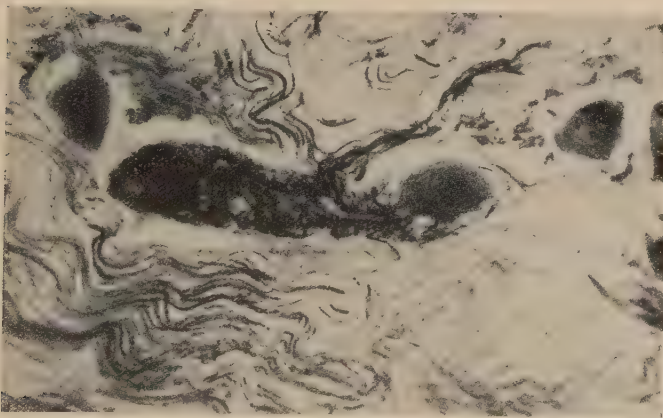


Abb. 3b

Abb. 3. Zweizellen-Aggregate aus dem Ganglion stellare des Menschen. Versilb. nach Cajal, 10 μ , Mikrophotographie, Vergr. etwa 350fach

Ein besonderer Typus eines Zweizellen-Aggregates ist in Abb. 3b wiedergegeben. Hier sind zwei Ganglienzellen mit ihren Fortsätzen durch ein starkes Fasergeflecht innig verbunden. Solche Bilder mit der hier erkennbaren sehr intensiven Geflechtbildung konnten in meinen Präparaten nur sehr selten beobachtet werden. Zweifellos ähnelt dieser Typus der Aggregatbildung zum Teil den

Befunden von Stöhr (1943, 1948), Hagen (1945) und anderen über hypertrophische Faserkorbbildungen im Bereiche der Fortsätze der Ganglienzellen, wobei es sich, wie Stöhr und Hagen mit Recht angeben, um ausgesprochen pathologische Bildungen handelt. Die Hyperplasie des Fasermaterials (Abb. 3b) ist jedoch noch nicht so weit fortgeschritten, wie es Stöhr und Hagen in ihren Befunden mitgeteilt haben, weshalb ich mich auch mit Rücksicht auf die Tatsache, daß die Präparate gesunden jungen Menschen entnommen wurden, nicht entschließen kann, diese Bilder dem pathologischen Verhalten zuzurechnen. Auch im Hinblick auf die Beobachtung wirklich fließender Übergänge einer normalen morphologischen Bildung in das Krankhafte dürfte es stets schwierig sein, der einzelnen Struktur den pathologischen oder normalen Charakter mit Sicherheit anzusehen. Auch Feyrter (1951) weist auf diese Tatsache hin und spricht vom „Musterhaften als Ausdruck eines gewöhnlichen Verhaltens, einer physiologischen Variationsbreite“. Und weiter betont Feyrter mit vollem Recht: „Auch geringe Grade der Fortsatzdisharmonie werden sich nicht befriedigend vom Erscheinungsbild des Musterhaften abgrenzen lassen.“ Ich glaube daher, man soll bei der Beurteilung, ob ein solches Bild (Abb. 3b) Ausdruck eines krankhaften Geschehens ist oder im Rahmen einer physiologischen Variationsbreite vorkommen kann, nicht diese einzelne Formation beurteilen, sondern die Gesamtheit aller Strukturen in zahlreichen Schnitten berücksichtigen. Auf Grund meiner Untersuchungen glaube ich, daß in einzelnen Fällen auch bei einem normal tätigen Ganglion stellare solche im Hinblick auf die Faserdichte etwas stark entwickelte Zweizellen-Aggregate vorkommen können.

Im Ganglion stellare des Menschen kann man ferner nicht selten beobachten, wie drei Ganglienzellen eine typische Zusammenlagerung ihrer Fortsätze erkennen lassen und so ein Dreizellen-Aggregat bilden (Abb. 4a und 4b). In beiden Abbildungen erkennt man, wie zahlreiche Fortsätze ein dichtes Geflecht zwischen den Ganglienzellen bilden. Diese Geflechtbildung ist so stark entwickelt, daß man unmöglich jede einzelne Nervenfasern im Blickfeld genau verfolgen kann. Der Nachweis einer direkten Kontinuität der das Geflecht bildenden Fasern ist mir niemals gelungen. Diese Geflechtbildung im Bereiche solcher Dreizellen-Aggregate entspricht den von de Castro (1951) beschriebenen „Dendritengestrüppen“

und den „Dendriten-Platten“ (Abb. 4 b). Auch de Castro betont, daß diese Bildungen sehr häufig in allen Ganglien sind, und auch er rechnet solche Bilder in das Bereich des Normalen. Im Gebiete der Geflechtbildung eines solchen Dreizellen-Aggregates ist wie-

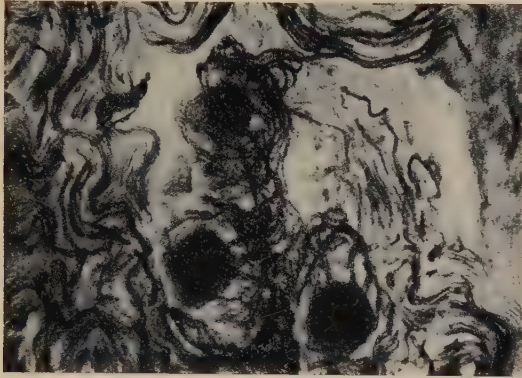


Abb. 4 a

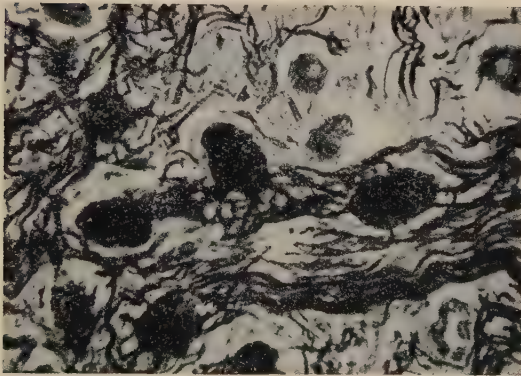


Abb. 4 b

Abb. 4. Dreizellen-Aggregate aus dem Ganglion stellare des Menschen. Versilb. nach Cajal, 10 μ , Mikrophotographie, Vergr. etwa 350fach

derum eine Vermehrung der Gliozyten zu beobachten, worauf de Castro (1951) und auch Stöhr (1941) aufmerksam machen.

Im Ganglion stellare des Menschen findet man schließlich noch weit größere Zellaggregate als die bisher beschriebenen. So zeigt Abb. 5 zwei typische Mehrzellen-Aggregate, bei denen die zum Aggregat gehörigen Ganglienzellen meist vom Glomerulotypus in

Kreis- oder Halbkreisform angeordnet sind. Der größte Teil aller Fortsätze dieser Ganglienzellen des Aggregates ist zur Mitte gerichtet, und sie bilden hier ein sehr dichtes Geflecht bei gleichzeitiger Konzentration der gliösen Elemente. Die Zellen eines

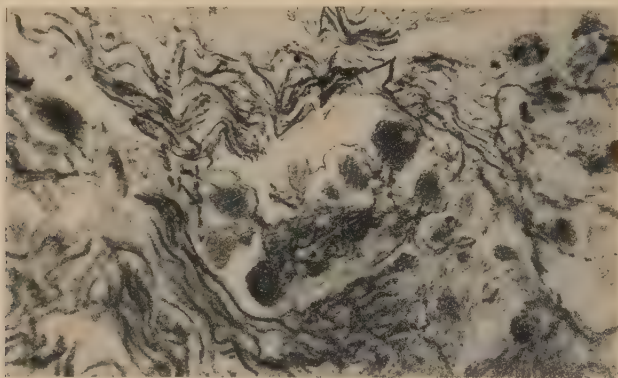


Abb. 5 a

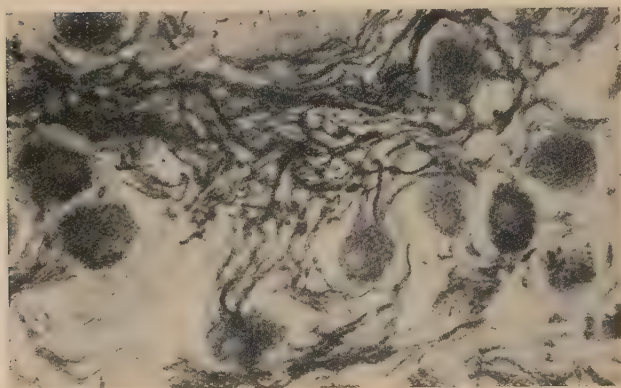


Abb. 5 b

Abb. 5. Mehrzellen-Aggregate aus dem Ganglion stellare des Menschen. Versilb. nach Cajal, 10 μ , Mikrophotographie, Vergr. Abb. 5a etwa 250fach; Abb. 5b etwa 350fach

solchen Aggregates können entweder sehr dicht liegen (Abb. 5a), und die Fortsätze bilden dann ein sehr kompaktes Geflecht, oder die Zellen liegen im größeren Abstand, so daß in der Mitte des Aggregates eine weniger stark konzentrierte Geflechtbildung vorliegt (Abb. 5b). Solche Mehrzellen-Aggregate sind im Schrifttum des öfteren angegeben worden: Dahl (1916), Slavich (1932),

Szantroch (1933), Greving (1921, 1935), Tinel (1937), Kuntz (1938), Palumbi (1939), Stöhr (1941), Herzog (1938, 1948, 1950). Auch die von Cajal beschriebenen Dendritengeflechte (Glomerula Cajals) gehören hierher und schließlich auch die „Zellkonstellationen“ und „Dendritenbüsche“ Jaboneros (1953), die in das „Innere der Zellgruppe eintauchen“, und die von de Castro (1951) beschriebenen „Dendriten-Gestrüppe“ und die „Dendriten-Platten“.

Die sehr interessanten Befunde von Szantroch (1935, 1941) müssen in diesem Zusammenhang besondere Erwähnung finden. Dieser Autor beschreibt „Konglomerate von dicht zusammen gedrängten Zellen“, die dann durch Entwicklung einer nach der Mitte gerichteten Fasermasse auseinander rücken, aber doch innig verbunden bleiben. Solche Zellaggregate bezeichnet Szantroch als „Mikronuclei“ oder „Mikrozentren“. Mit vollem Recht weist Szantroch bei diesen Gebilden auf die „funktionelle Verknüpfung und innige Zusammenarbeit“ der einzelnen Zellen hin. Szantroch betont, daß diese Gebilde im oberen Halsganglion am häufigsten vorkämen, aber auch in den lumbosacralen Ganglien sehr oft zu finden seien. In den thoracalen Ganglien konnte Szantroch seine sogenannten „Mikronuclei“ bedeutend weniger beobachten. In meinen Präparaten waren jedoch die Mehrzellen-Aggregate ein durchaus nicht seltener Befund, so daß ich annehmen möchte, daß diese Bildungen zur normalen Konstruktion des Aufbaus des menschlichen Ganglion stellare zu rechnen sind.

Ein gut entwickeltes, normales Mehrzellen-Aggregat wird ferner in Abb. 6 wiedergegeben. Man erkennt, wie die Mehrzahl der zum Aggregat gehörigen Ganglienzellen vom Glomerulotypus ihre Fortsätze zur Mitte orientieren. Eine besondere Konzentration der Gliozyten konnte in diesem Falle nicht beobachtet werden. Vielmehr ist hier die in der Mitte des Aggregats gelegene besonders große multipolare Ganglienzelle auffällig, die morphologisch in diesem Zellverband zweifellos eine gewisse Sonderstellung einnehmen dürfte.

Wir wissen, daß Form und Funktion untrennbar verknüpft sind; und weil wir davon wissen, ergibt sich Berechtigung genug, solche von uns beobachteten besonderen morphologischen Bilder mit einer ebenso besonderen Funktion in Zusammenhang zu bringen. Man darf daher überzeugt sein, daß in einem solchen

Mehrzellen-Aggregat (Abb. 6) die zum Aggregat gehörigen Ganglienzellen auf das engste funktionell verknüpft sind. Ich glaube nicht, daß es unberechtigt ist, diese Tatsache aus dem morphologischen Bild abzuleiten, und schließlich darf man ferner vermuten, daß jene große multipolare Zentralzelle im Mehrzellen-

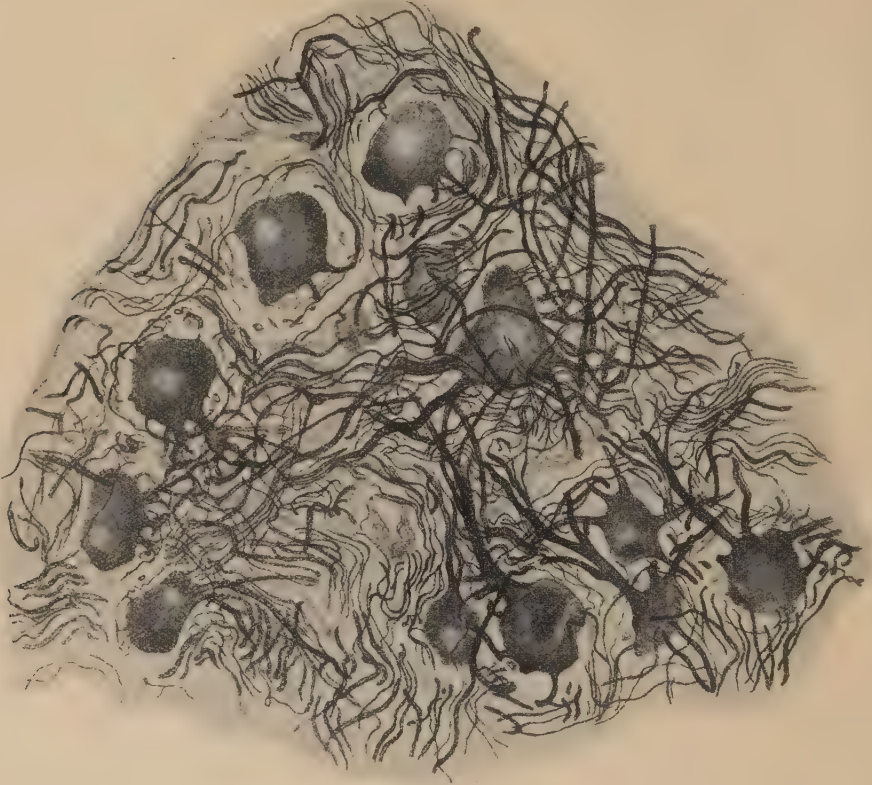


Abb. 6. Typisches Mehrzellen-Aggregat. Ganglienzellen vom Glomerulotypus mit großer Zentralzelle aus dem Ganglion stellare des Menschen. Versl. nach Cajal, 10 μ , Vergr. etwa 400fach.
Zeichnung von Christa Figura

Aggregat nicht nur morphologisch eine Sonderstellung einnimmt, sondern auch funktionell im Zellverband besondere Aufgaben zu erfüllen hat.

Zur Frage der Funktion der Zellaggregate im allgemeinen hat sich besonders Herzog (1938) geäußert. Auch er betont mit vollem Recht die Zusammenarbeit solcher Zellgruppen. Außerdem erinnert er an die sogenannte plurizelluläre Innervation Langleys,

wobei bekanntlich Ganglienzellgruppen durch eine einzige afferente Faser innerviert werden. Diese Tatsache haben im übrigen Ranson und Billingsley (1918) am Ganglion cervicale superior der Katze nachgewiesen. Sie konnten zeigen, daß eine einzige präganglionäre Nervenfasern 32 Neurone zu innervieren vermag, worauf auch Kuntz (1936) aufmerksam macht. Es ist so auch leicht denkbar, daß die oben beschriebenen Mehrzellen-Aggregate durch eine einzige afferente Faser innerviert werden.

Bei all diesen Befunden kann kein Zweifel bestehen, daß in den sogenannten Zellaggregaten eine funktionelle Wirkungseinheit gegeben ist, worauf die besonders innige Verbindungsart der Nervenfasern im Geflecht in der Mitte des Aggregates hindeutet.

Zusammenfassung

Im Ganglion stellare des Menschen werden Ganglienzellen vom Glomerulotypus beschrieben, die an dem Aufbau von unterschiedlich gestalteten Zellaggregaten (Herzog 1938) beteiligt sind. Jedes Zellaggregat stellt innerhalb des Ganglion stellare ein funktionelles System dar. Die Übertragung der Erregung erfolgt innerhalb dieser Aggregate durch Parallelkontakt der Fortsätze im zentralen Geflecht, weshalb die dichten Fasergeflechte einer Aggregatbildung als Synapse mit großem Transmissionsfeld aufgefaßt werden.

Literatur

De Castro: Sympathetic ganglia in Penfield. Cytology and cellular Pathologie of the nervous system. Vol. I, New York 1932. — Ders.: Verh. dtsch. Ges. Path. 34. Tagung in Wiesbaden, April 1950, Piscator-Verlag 1951. — Dahl, W.: Z. Geburtsh. 78 (1916) 539. — Feyrter, F.: Über die Pathologie der vegetativen nervösen Peripherie und ihrer ganglionären Regulationsstätten. Maudrich, Wien 1951. — Greving, R.: Z. Anat. u. Entw.gesch. 61 (1921) Heft 1/2; Handb. d. Neurologie 1 (1935) 811. — Hagen, E.: Z. Zellforsch. usw. 33 (1945). — Herzog, E.: Z. Neur. 103 (1926) 12; Rev. sudamér. Morfol. 3 (1945) Fasc. II, 137; Klin. Wschr. 26 (1948) Heft 41/42, 641; Neue Med. Welt 1 (1950) Heft 15. Verh. dtsch. Ges. Path. 34. Tagung in Wiesbaden, April 1950, Piscator-Verlag 1951. — Herzog, E. und B. Günther: Z. Neur. 160 (1938) 550; Z. Zellforsch. usw. 31 (1941) 461. — Hoff, E. C.: Z. Zellforsch. usw. 37 (1952) 184. — Jabonero, V.: Acta Neurovegetativa 4 Supplementum (1953). — Kirsche, W.: a) Psychiatr., Neurol. u. med. Psychol. 1954; b) Z. mikrosk.-anat. Forsch. 60 (1954). — Kuntz, A.: J. amer. med. Assoc. 106 (1936) 345; J. comp. Neurol. 69 (1938) 1. — Palumbi, G.: Monit. zool. ital. 49 (1939) 174; Z. Anat. u. Entw.gesch. 109 (1939) 396; Boll.

Soc. Biol.sper. **15** (1940) 233. — Pines: Z. mikrosk.-anat. Forsch. **10** (1927) 313; Dtsch. Z. Nervenhk. **107** (1928) 181. — Pines und Friedmann: Z. mikrosk.-anat. Forsch. **16** (1929) 259. — Ranson, S. W. und Billingsley, P. R.: J. comp. Neur. **29** (1918) 313. — Slavich: Z. Zellforsch. usw. **15** (1932) 688. — Szantroch: Arch. exper. Zellforsch. **14** (1933) 442; Z. Zellforsch. usw. **23** (1935) 464; Arch. Anat. etc. **25** (1938) 305. — Stöhr, jr., Ph.: Z. Anat. u. Entw.gesch. **104** (1935) 475; Erg. Anat. **33** (1941) 135; Z. Zellforsch. usw. **33** (1943); Z. Anat. u. Entw.gesch. **114** (1948). — Tinel: Le système nerveux végétatif. Masson & Cie, Paris 1937. — Weber, A.: C. r. Soc. Biol. **137** (1943) 422; Bull. Histol. appl. etc. **23** (1945) 41; C. r. Soc. Biol. **140** (1946) 41; Anat. Rec. **98** (1947) 621; Comptes Rendus de l'Association des Anatomistes XXXVIII Réunion-Nancy 1951; Extrait du Livre Jubilaire offert au Prof. A. Laffont, Alger Mai 1952; Comptes rendus des Séances de la société de Biologie **146** (1952) 813, 883.

Prof. Dr. W. Kirsche, Berlin NW 7, Philippstr. 12

(Aus dem Anatomischen Institut Tübingen, Dir.: Prof. Dr. W. Jacoby)

Vergleichend-funktionelle Morphologie der Rumpf-Oberarmmuskulatur der Säugetiere und des Menschen

Von

Klaus D. Mörike

Mit 8 Abbildungen und 5 Tabellen im Text

(Eingegangen am 18. Mai 1954)

Inhaltsverzeichnis

Einleitung mit Fragestellung	166
Untersuchungsgut	169
I. Die Pectoralis- und Latissimusmuskulatur verschiedener Säugetiere (systematisch)	171
II. Zusammenstellung der verschiedenen Tierarten mit gleicher Verlaufsform der Pectoralis- und Latissimusmuskulatur . .	196
III. Welche Bedeutung haben die verschiedenen Verlaufsformen der Rumpf-Oberarm-Muskulatur	200
IV. Ist die Selbstregulation der Muskelfaserlänge nach A. Fick die Ursache der Einrollung beider Muskeln beim Menschen und zahlreichen Tieren?	202
V. Vergleichend-anatomische Beziehungen der schultergelenk- nahen Achselfalten zur Einrollung von Pectoralis und La- tissimus	208
VI. Messungen des distalen Pectoralisansatzes	213
VII. Einiges Vergleichend-Anatomische über das Verhalten des M. teres major	219
VIII. Vergleichend-anatomische Bemerkungen über den M. la- tissimo-tricipitalis	221
IX. Die Kraftverhältnisse der untersuchten Muskeln	222

X. Gewichte der Muskulatur in Beziehung zum Körpergewicht	225
XI. Die Rumpf-Oberarm-Muskulatur als Tragemuskel des Körpers	226
XII. Phylogenetische Betrachtungen	230
Zusammenfassung	233
Schrifttum	235

Einleitung mit Fragestellung

Bei allen Säugetieren erstrecken sich zwei Muskeln direkt zwischen Rumpf und Oberarm, der *M. pectoralis* und der *M. latissimus dorsi*. Daß die Ursprungs- und Ansatzstellen dieser Muskeln bei den verschiedenen Ordnungen oftmals recht unterschiedlich sind, hat schon früh zu zahlreichen eingehenden Bearbeitungen, besonders in phylogenetischer Richtung, geführt (s. S. 230 ff.). Daß aber auch die Verlaufsformen, d. h. die gegenseitige Lage der Faserbündel, dieser Muskulatur nicht immer dieselben sind, wurde bisher kaum beachtet und höchstens nebenbei erwähnt.

Beide Muskeln machen bei manchen Säugerarten wie beim Menschen eine eigenartige Drehung bzw. einen „Umschlag“ in ihrem Verlauf durch. Hierbei dreht sich der *Latissimus dorsi* (bei zum Rumpf parallel gestelltem Oberarm) einmal vollständig um 180° , so daß die caudal am Rumpf entspringenden Fleischfaserbündel am weitesten proximal am Humerus ansetzen, während die cranial entspringenden distal von den vorigen ansetzen. Ein ähnliches Verhalten zeigt auch der *Pectoralis major*, nur daß hier der cranialste Teil, nämlich die Pars clavicularis, zunächst ungewunden nach außen abwärts zum Humerus verläuft, erst die Pars sternocostalis und mit ihr die Pars abdominalis machen eine Umdrehung und setzen innerhalb der Ansatzlinie des oberen Teils, jedoch in genau entgegengesetzter, d. h. aufwärts ziehender Richtung an, so daß die bekannte Haarnadelform der Ansatzlinie mit der sog. Pectoralistasche entsteht.

Als Ursache für die „Einrollung“ des *M. pectoralis major* des Menschen ist schon Verschiedenes vermutet worden. Im Lehrbuch von Langer-Toldt (1911) finden wir den Hinweis, daß ein breiter Ansatz des Pectoralis an der Crista tuberculi majoris humeri keinen Platz finden würde. Saar (1903) hingegen führt die Einrollung auf die postembryonale Stellungsänderung des Humerus zurück, eine, wie schon Zuckerkandl (1910) fest-

stellt, unhaltbare Annahme, da nämlich der Muskel bereits embryonal mit dem Umschlag angelegt wird. R. Fick (1895) sieht in dem Umschlag eine Selbstregulierung der Muskelfaserlänge in dem Sinne von A. Fick (1860), indem durch die Einrollung die untergeschlagenen Teile bedeutend an Ausschlags- und Verkürzungsgröße gewinnen würden. Daß hierdurch zugleich eine Zerrung der Muskulatur verhindert wird, führen Braus (1929, S. 237) und Hoepke (1949) an. Zugleich betont Fick (1895) aber auch den Vorteil, daß durch den Umschlag der von caudal ziehenden Teile eine Reduzierung der Achselfalte erreicht wird. Diese Anschauung hat sich in den heutigen Lehrbüchern fast allgemein eingebürgert. Nur Benninghoff gibt in seinem Lehrbuch (1944, S. 342) zu: „Welche funktionelle Bedeutung diesem Verhalten für die Muskeln selbst zukommt, ist nicht klar. Es könnten aber Beziehungen zu den Achselfalten maßgebend sein.“ Eine Erklärung des *Latissimus-Umschlages* ist dagegen nirgends zu finden außer einem beiläufigen Hinweis Benninghoffs (a. a. O.) und auch Hoepkes (1949) auf die Ähnlichkeit mit dem Pectoralis. Bisher liegen also keine genaueren Untersuchungen darüber vor, und nur in einer vergleichend-anatomischen Arbeit Zuckerkandls wird das Problem des Umschlages berührt.

Zuckerkandl (1910; aus dem Nachlaß von Tandler veröffentlicht), der sich mit dem Problem der phylogenetischen Entstehung der Pectoralistasche eingehend beschäftigte, kam auf Grund seiner Untersuchungen an reichhaltigem Tiermaterial zu folgenden Ergebnissen: Aus einer Gesamtpectoralismuskelmasse sondert sich eine oberflächliche und eine tiefere Schicht ab, jeweils als Pectoralis superficialis und Pectoralis profundus bezeichnet. Die Innervation beider Schichten geht je von einem der ursprünglich zwei Nn. pectorales (Nn. thoracici ventrales nach Jenaer Nomenklatur) aus. Da diese Innervationsverhältnisse auch bei Aufteilung und Umgruppierung der beiden Pectoralisschichten aufrecht erhalten bleibt, können wir sogar noch an stark differenzierten Verhältnissen erkennen, welche Muskelindividuen dieser Gruppe vom Pect. superfic. bzw. vom Pect. prof. abstammen. Dadurch, daß die zum Pect. superfic. ziehenden Nerven den Pect. prof. durchbohren, gliedern sie diesen auf und er zerfällt in mehrere Muskelindividuen. Zuckerkandl leitet auf Grund seiner vergleichenden Untersuchungsbefunde von ihm ab: 1. M. subclavius, 2. M. pect. minor, 3. den am Ansatz nach hinten umgeschlagenen Teil des Pect. major, 4. den Pect. abdominalis und 5. den Pectoralishautrumpfmuskel der Säuger.

Dadurch, daß also der eingerollte Teil des Pect. major nicht vom Pect. superfic. abstammt, sondern in Wirklichkeit ein Derivat des Pect.

prof. ist, das sich mit seinem Rand an den caudalen Rand des ursprünglichen Pect. superfic. anlegt und mit diesem verwächst, entsteht die Pectoralistasche, und die Einrollung des Pect. major ist nur eine „scheinbare“. Zucker кандl läßt sich jedoch nicht auf den gegenüber dem Ursprung umgewendeten Ansatzverlauf des eingerollten Teils näher ein. Er mißt dieser Umrollung auch keine wesentliche Bedeutung zu, denn „der caudale Rand des Pect. superfic. ist bei der Mehrzahl der untersuchten Tiere zur Pectoralistasche eingerollt. Dieselbe findet sich innerhalb aller untersuchten Ordnungen, demnach bei Tieren mit sehr verschiedener Körperhaltung und Gangart“ (S. 476). Außerdem hält er eine funktionelle Deutung, wie sie z. B. R. Fick (1895) gab, für belanglos, denn „es ist im übrigen nicht einzusehen, welchen funktionellen Vorteil die Taschenbildung mit sich bringen sollte. Die zwei sich überkreuzenden Muskelplatten der Tasche werden wohl auch ohne Verschmelzung ihrer caudalen Ränder zur Erzielung eines ähnlichen Effektes befähigt sein“ (S. 474).

Hierbei ist zu beachten, daß Zucker кандl keinen Unterschied macht, ob die Pectoralistasche durch die Umrollung des caudalen Teils des großen Pectoralis oder durch einfache Verschmelzung der caudalen Ränder des oberflächlichen und des tiefen Brustmuskels zustande kommt. Denn es ist doch ein Unterschied, ob die caudalen Ränder zweier nahezu gleichgerichteter aber übereinanderliegender Muskelplatten verschmelzen, oder ob durch eine Einrollung die Fleischfaserrichtungen der beiden Taschenwände eine überkreuzende Verlaufsrichtung erhalten. Wenn tatsächlich der umgeschlagene Teil des großen Brustmuskels ein dem Pect. superfic. zugeschlagenes Derivat des Pect. prof. ist, so ist dadurch immer noch nicht erklärt, warum dieser Teil nicht seine ursprüngliche Faserrichtung beibehält, sondern eine Wendung um 180° ausführt, wie wir es genau ebenso vom Latissimus des Menschen und etlicher Tierarten kennen. — Bemerkenswerterweise ist nun bei vielen Tieren, z. B. den Huftieren, kein derartiger Umschlag der Muskulatur zu sehen. Beide Rumpf-Oberarm-Muskels verlaufen bei diesen vielmehr direkt ohne Umschlag zum Humerus. Dabei setzen die Mm. pectorales in verschiedenen Schichten am Humerus an, ohne daß einer der Teile den andern oder seine eigenen cranialen Bündel umwindet. — Für den *Latissimus dorsi* ist das Verhalten zum M. teres major maßgeblich. Beim Vorliegen eines Umschlages inseriert der Latissimus auf der thorax-zugewandten Seite des Teres major (z. B. Mensch), bei Nichtumschlag auf der thorax-abgewandten Seite (z. B. Pferd).

Fragestellung

Ich fasse den Inhalt der angeführten Literatur zusammen: Wir wissen, daß beim Menschen und zahlreichen Säugetieren, die innerhalb des sog. natürlichen Systems, das auf stammesverwandtschaftlichen Grundlagen aufgestellt ist, ohne Zusammenhang sind, der *M. pectoralis* wie der *M. latissimus dorsi* eine Drehung machen, was bei den anderen Tieren dagegen nicht der Fall ist. Über die Bedeutung der eingerollten Verlaufsformen der beiden Muskeln wurden bisher nur Vermutungen geäußert, so Beziehungen zu den Achselfalten oder zur Exkursionsmöglichkeit des Oberarmes.

Damit sind noch folgende Fragen zu erklären:

1. Sind Einrollung des *M. pectoralis major* und Drehung des *M. latissimus dorsi* an eine bestimmte Fortbewegungsart gebunden oder nicht?
2. Wie wirken sich die verschiedenen Verlaufsformen dieser Muskeln auf deren Funktion aus?
3. Würde bei den jeweils gegebenen Skelettverhältnissen ein nicht eingerollter *Pectoralis* überdehnt werden?
4. Welche Beziehungen bestehen zwischen Einrollung und Achselfaltenbreite?
5. Wieweit lassen sich die behandelten Muskelformen phylogenetisch erklären?

Untersuchungsgut

Da die Muskelanatomie zahlreicher Tierarten schon eingehend untersucht und beschrieben wurde, konnte ich meine eigenen Untersuchungen auf mir hierfür wichtig erscheinende und meines Wissens in der Literatur nicht behandelte Arten sowie auf einige Nachuntersuchungen beschränken. Bei den eigenen Präparationen war es mir leider nur möglich gewesen, einheimische Tierarten zu diesen Untersuchungen heranzuziehen. Anfragen nach Feuchtpräparaten wurden von den verschiedensten Instituten mit dem Bedauern beantwortet, daß durch Kriegseinwirkung gerade diese verloren gingen. Leider werden aber besonders in der älteren Literatur häufig nur Ursprungs- und Ansatzstellen der einzelnen Muskeln angegeben ohne Eingehen auf ihre spezielle Verlaufsform. Ich konnte deswegen mit Sicherheit nur solche Angaben heranziehen, die eindeutig den hier interessierenden Verlauf festlegen, oder aus deren Abbildungen er klar hervorgeht. Dabei ist

allerdings noch hervorzuheben, daß die Abbildungen nicht immer mit genügender Sorgfalt verfertigt sind, besonders was den Faserverlauf der einzelnen Muskeln betrifft (vgl. S. 192 und 227).

Eigene Untersuchungen nahm ich an folgenden Arten vor:

Igel — <i>Erinaceus europaeus</i> L.	1	Expl.
Feldspitzmaus — <i>Crocidura leucodon</i> Herm.	3	„
Maulwurf — <i>Talpa europaea</i> L.	1	„
Riesenfledermaus — <i>Myotis myotis</i> Borkhausen	1	„
Eichhörnchen — <i>Sciurus vulgaris</i> L.	2	„
Siebenschläfer — <i>Glis glis</i> (L)	5	„
Feldmaus — <i>Microtus arvalis</i> Pallas	1	„
Hausmaus — <i>Mus musculus</i> L.	8	„
Waldmaus — <i>Apodemus silvaticus</i> L.	6	„
Meerschweinchen — <i>Cavia cobaya</i> Marcg.	3	„
Katze — <i>Felis domestica</i> L.	1	„
Hund — <i>Canis familiaris</i> L.	1	„
Fuchs — <i>Canis vulpes</i> L.	1	„
Steinmarder — <i>Martes foina</i> Erxleben	1	„
Edelmarder — <i>Martes martes</i> L.	1	„
Amsel — <i>Turdus merula</i> L.	2	„
(bez. Rind, Schwein und Ziege s. S. 191, Kaninchen s. S. 177).		

Die von mir untersuchten Tiere wurden gewogen, gemessen und z. T. noch frisch, meist jedoch nach Fixierung präpariert.

An der Muskulatur und dem Skelett wurden die verschiedensten Maße genommen. Vergleichsmaße an Skeletten konnten außer im hiesigen Institut auch im Zoologischen Institut Tübingen (Dir. Prof. Kühn) und dem Staatl. Museum für Naturkunde in Stuttgart (Dir. Prof. Dr. Schüz) durch das freundliche Entgegenkommen der Leiter dieser Institute genommen werden, wofür ich beiden Herren auch hier besonders danken möchte.

Zur Feststellung der Fortbewegungsart, bes. der verschiedenen Kletterarten, wurde die Arbeit von Panzer, „Beiträge zur biologischen Anatomie des Baumkletterns“ (1932) zu Hilfe genommen (vgl. auch Böker 1935). Für andere Tierarten, die dort nicht genannt sind, wurden Werke wie Brehms Tierleben, Bestimmungsbücher, Reisebeschreibungen, zool. Zeitschriften usw. zu Rate gezogen.

I. Die Pectoralis- und Latissimus-Muskulatur verschiedener Säugetiere¹

(in systematischer² Zusammenstellung nach Literaturangaben und eigenen Untersuchungen)

a) Marsupialia

Didelphys cancrivorus — Beutelratte. Nach Panzer (1932) sekundär gemischte (gute, aber nicht behende) Kletterart. Auf dicken Stämmen Krallen- und Schwielenkletterer, im Geäst Umgreifen der Zweige mit den opponierbaren Daumen der Hinterhand, dazu Unterstützung durch Rollschwanz. Zuckerkandl (1906) findet eine Pectoralistasche, deren Wände gleich hoch sind, die aber nicht durch Umschlag und Richtungsänderung des einen Muskels hervorgerufen ist.

Dasyurus viverrinus — Beutelmarder. Nach Panzer sekundärer Krallenkletterer, von Thomas wegen geringerer Ballenbildung für weniger baumlebend (als andere Dasyurinae) gehalten. McCormick (1887) unterscheidet einen Pectoralis major mit einer oberflächlichen und einer tiefen Portion. Die oberflächliche Portion entspräche dem menschlichen Pectoralis major und entspringt von der ganzen Länge des Sternums und geht zur Crista tub. maj. hum., wobei die hinteren Fasern höher inserieren als die mittleren, so daß die Sehne wie bei *Homo* gefaltet ist. Die tiefe Portion entspringt vom Rande des Sternum und inseriert wie die oberflächliche. — Der Latissimus dorsi sei ähnlich dem des Menschen, er kommt von der Lumbalaponneurose mit 9 oder 10 Thoracalwirbelfortsätzen und setzt bei und etwas unter dem Teres major an.

Sarcophilus ursinus — Beutelbär. Nach Brehm „zeigt er sich verhältnismäßig rasch und behend in seinen Bewegungen und andauernd in seinem Laufen... Seine Haltung und manche Sitten erinnern an die des Bären. Beim Gange tritt er mit voller Sohle auf, im Sitzen ruht er wie ein Hund auf dem Hinterteile.“ Er scheint nicht zu klettern, auch Panzer (1932) führt ihn in seiner ausführlichen Aufzählung der kletternden Tiere nicht auf. Nach Zuckerkandl zeigt er ähnlichen Pectoralisbau wie *Didelphys cancrivorus*, also auch keine Einrollung des Pect. superfic., sondern lediglich Taschenbildung durch Verwachsung der caudalen Ränder der beiden Pectoralisschichten. Macalister (1870) beschreibt zwar nur den Ursprung der Latissimusmuskulatur von *S. ursinus*, betont jedoch, daß der Pectoralis dem des Känguruh sehr ähnele. Da dieses aber (s. S. 172) nach Tobler (1902) Einrollung des Pectoralis zeigt, widersprechen sich in diesem Punkte die beiden Autoren.

¹ Die hier aufgeführte Materialsammlung stellt die notwendige Grundlage für die Bearbeitung dar; ihr genaues Studium ist aber für das Verständnis der daraus gefolgerten Schlüsse (ab Kap. II, S. 196) nicht von wesentlicher Bedeutung und kann überschlagen werden.

² In der systematischen Einteilung folge ich Weber (1927/28) und Panzer (1932); in der Nomenklatur jeweils den beschreibenden Autoren.

Trichosurus vulpecula — Fuchskusu. Nach Panzer sekundärer, mäßiger Krallenkletterer, der beim Abwärtsklettern auch bei geringer Neigung des Stammes immer die bequemere Seite bevorzugt. Greifschwanz viel gebraucht. Zucker кандл findet, daß sich die Sternalportion des *Pect. superficialis* mit der lateralen Hälfte des caudalen Randes nach hinten oben umschlägt, somit eine Tasche bildet, deren hintere Wand nur halb so breit ist wie die vordere.

Macropus benetti — Riesenmäuse. Weist nach Tobler (1902, Abb. S. 461 u. 465) Umrollung des *Pectoralis major* auf. Das Tier ist ausschließlich Springer, hat verkürzte Oberextremitäten, die nur zur Nahrungsaufnahme und Abwehr verwendet werden.

Onychogale lunatus — (Halbmondmäuse). Springer, klettert nicht. Diese Art zeigt nach Zucker кандл wiederum ähnlichen *Pectoralis*-bau wie *Sacophilus* und *Didelphys cancrivorus* (S. 171).

b) Insectivora

Erinaceus europaeus — Igel. Vorwiegend Erdbewohner, Läufer. Nach Böker (1935) scharfgrabend; nach Panzer (1932, S. 174) aber auch Kletterer, jedoch ungeschickt und in seinen Möglichkeiten begrenzt, wahrscheinlich Stemmklettern. „Er klettert jedenfalls häufiger als gemeinhin angenommen wird.“ Nach Zucker кандл schlägt sich die laterale Hälfte des *Pect. superficialis* mittels ihres caudalen Randes nach hinten um. Beide Taschenwände setzen sich an der *Crista tub. maj. fest*. Am Knochenansatz, wo sie schon sehnig sind, besitzen die Wände fast die gleiche Breite.

Eigene Untersuchung an einem 530 g schweren Weibchen ergeben: Der *Pectoralis superficialis* läßt sich in zwei Portionen unterteilen. Die oberflächliche Portion entspringt vom *Manubrium sterni* und zieht lateralwärts in schwach caudaler Richtung zur *Crista tub. majoris*. Der tiefe Teil entspringt anschließend an den oberflächlichen vom *Corpus sterni* bis herab zum Ansatz der 5. Rippe. Er zieht, den oberflächlichen Teil kreuzend, lateralwärts in schwach cranialer Richtung und setzt proximal vom vorigen an der *Crista tub. maj. an*. Der *Pect. profundus* läßt sich ebenfalls in zwei Portionen teilen; die craniale, oberflächliche Portion entspringt am *Manubrium sterni* in Höhe der 3.—6. Rippe und zieht mit konvergierendem Faserverlauf zum *Tuberculum minus*. Die caudale, tiefer gelegene Portion entspringt vom Sternum in Höhe des 5. und 6. Rippenansatzes, mit etlichen Bündeln vom *Processus ensiformis*, im übrigen breit von der Bauchaponeurose in der Höhe und auf der Linie des Rippenbogens. Während ihres Verlaufes drehen sich die beiden am weitesten dorsal und cranial liegenden Bündel je um 180°, die seitliche Partie ist als gesamte Fläche um 180° nach hinten gedreht und inseriert am *Tuberculum majus* und dessen *Crista*.

Im Gegensatz zu Zucker кандл stelle ich also nicht einen Umschlag des *Pectoralis superficialis*, sondern des *Pect. profundus* (und *Pect. abdominalis*) fest, was vielleicht auch mit der Zuordnung des um-

geschlagenen Teils zu verschiedenen Schichten zusammenhängen mag. Ein Umschlag ist auf jeden Fall festzustellen.

Der *Latissimus dorsi*, der vom 8. Brustwirbel nach caudal bis zum 6.—7. Lendenwirbel entspringt, läuft mit konvergierenden Fasern in eine flache Sehne aus, die durch die Drehung des Faserverlaufs um 180° zu einer scheinbar runden Sehne zusammengerollt ist. Die Sehne umgreift so den *Teres major* und zieht jetzt wieder aufgerollt und flach auf der thoracalen Seite dieses Muskels zusammen mit diesem unter dem *M. biceps* und dem Gefäßnervenbündel des Armes zur *Crista tuberculi majoris*. Breiter *Latissimo-tricipitalis* (über diesen Muskel vgl. S. 221 sowie Abb. 1 u. 2).

Crocidura leucodon — Feldspitzmaus. Ein wie die meisten *Soricidae* mit dorsoventral abgeplattetem Rumpf und mehr nach seitlich als nach ventral gerichteten Extremitäten sich ziemlich behende fortbewegendes Tier, Läufer, klettert wohl nie. Die Vorwärtsbewegung ist ähnlich der des Maulwurfs auf ebenem Boden.

Den Bau der Pectoralismuskulatur fand ich an 3 Exemplaren so, wie ihn A. Ärnäck-Christie-Linde (1907) beschrieben hat. Der *Pectoralis superficialis* entspringt von der cranialen Hälfte des Sternum sowie von einer cranial vom Sternum liegenden medianen Raphe. Dabei läßt sich eine oberflächliche craniale Partie von einer tieferen caudalen trennen (vgl. Schueck 1913), die aber beide nach lateral konvergierend und ohne Umschlag oder Einrollung zur *Crista tuberculi majoris humeri* ziehen. Unter dem *Pectoralis superficialis* befindet sich noch ein *Pectoralis profundus*, der am Sternum von Ansatzhöhe der 3. Rippe caudwärts bis einschließlich des Xiphoids entspringt, den vorigen Muskel unterschichtet und an gleicher Stelle inseriert, sogar noch auf das *Tuberculum majus* übergreifend. Das *Tub. maj.* und seine *Crista* besetzen also zwei Muskelschichten in gleicher Ansatzlänge. Zwischen beiden Muskelschichten liegt eine dünne Fascie. Man kann diesen Bau aber nicht als Pectoralistasche bezeichnen, da weder cranial noch caudal ein Verschluß durch Muskulatur zustande kommt, denn man kann bei Trennung der Bündelschichten in der Zwischenfascie ebenso gut von cranial wie von caudal zwischen diese gelangen.

Der *Latissimus dorsi* entspringt muskulär am 10. Brustwirbel-dornfortsatz und den letzten 3 Rippen, sehnig mittels der *Aponeurosis lumbodorsalis* von weiteren Dornfortsätzen bis zur Mitte der Lendenwirbelsäule. Er zieht nun bei einem Exemplar als schmales, dünnes Muskelbündel etwas konvergierend, aber ohne Drehung an die dem Thorax zugewandte Seite des *M. teres major* und inseriert an dessen proximalem Ende mit ihm an der *Crista tuberculi minoris humeri*. Das zweite Exemplar zeigte dagegen beiderseits folgenden merkwürdigen Verlauf: In der Achselfaltengegend rollt sich der fleischige Muskel so ein, daß die cranial und caudal entspringenden Fasern mehr proximal am Humerus inserieren als die von der Ursprungsmittle herkommenden. Es entsteht dadurch eine der menschlichen Pectoralistasche ähnliche Haarnadelfigur am Ansatz, der hier am cranialen Ende des *Teres-Ansatzes* ebenfalls auf der thorax-zugewandten Seite liegt. Das dritte

Exemplar zeigt rechts den Latissimus umgedreht wie Exemplar I, links gedreht wie Exemplar II. Alle drei Exemplare besitzen einen relativ schwachen *M. latissimo-tricipitalis*.

Talpa europaea — Maulwurf. Der Rumpf ist noch stärker dorso-ventral abgeplattet als bei der Spitzmaus, die Vorderextremitäten stehen noch mehr seitlich ab, wobei der Schultergürtel ziemlich unbeweglich gegenüber dem Thorax ist (Böker 1935, S. 104). Das Tier ist hauptsächlich zum Graben gebaut, Schwimmgraben nach Böker (1935, S. 172ff.); auf ebener Erde bewegt es sich mehr schiebkriechend-schwimmend vor. Klettert niemals.

A. Freeman (1896) beschreibt 5 Pectoralisteile, deren Nomenklatur ich hier ebenfalls verwenden will, doch konnte ich bei meinem untersuchten 73,5 g schweren Exemplar Freemans Teile 1 und 2 nicht trennen. Auch bei *Talpa* geht ein Teil der Pectorales von einer cranial vor dem Sternum liegenden bindegewebigen Mittelraphe aus (Pect. 4 nach Freeman) und zieht divergierend zur *Crista tub. maj. hum.* Die übrigen 2 (nach Freeman 3) Teile entspringen von der Mittellinie des Sternum, wobei nur das kleine verbreiterte Ende des *Proc. ensiformis* freibleibt, und von den 2.—6. Rippenknorpeln; sie ziehen, die cranialen Fasern nach lateral, die caudalen steil nach cranial, zum Humerus, wo sie auf 3 mm konvergierend an der *Crista tub. maj.* ansetzen. Ein dünner und schwacher, tiefer gelegener Teil (Pect. minor) zieht von der *Crista sterni* in Höhe der 1.—5. Rippe nach lateral zum proximalen Humerusende, der Gelenkkapsel und dem Coracoid. Eine einrollende Umdrehung der Pectoralismuskulatur ist nirgends zu erkennen, sondern die Pectorales laufen mit Ausnahme des cranialsten, von der prästernalen Raphe ausgehenden (Pect. 4) — ähnlich wie der menschliche Deltoides — zum Humerus zusammen, wobei sich die einzelnen Muskeln in Ansatznähe überschichten.

Der *Latissimus dorsi* entspringt von den letzten 5 Brustwirbel-dornfortsätzen, dem 1. Lendenwirbel-dornfortsatz und einer Aponeurose, die sich bis zum hinteren Oberteil des *Os sacrum* erstreckt. Von dort zieht der Muskel den Thorax umwindend nach lateral cranial, indem er sich in seiner Mitte spaltet, die caudale Portion schiebt sich von dorsal auf die craniale und beide erreichen von außen dem *Teres major* aufliegend in gleicher Höhe die *Crista tub. min.*, wobei die Sehne der beiden *Latissimus*anteile sich nach vorn bis zum *Olecranon* erstreckt, angelagert an den *M. triceps* (*Latissimo-tricipitalis*). Nach O. Abel (1912, S. 381) haben *Notoryctes* (Beutelmull/Masurpialia) und *Chrysochloris* (Goldmull/Insectivora) als Ausdruck der unterirdisch grabenden Lebensweise die „distale Anheftung des *M. latissimus dorsi* (am Vorderarm) statt wie sonst am Oberarm, gemeinsam“.

Gymnura Rafflesii, ein nach Weber (1928) „durchaus terrester lebendes Tier, dessen nächste Verwandte aber Buschkletterer sind“. Nach Parson (1898) zeigt der *Latissimus dorsi* einen Umschlag: „It is interesting to notice, that it arises from no ribs, and that its tendon wraps round the *teres major*, and is inserted ventral to that muscle“. *Latissimo-tricipitalis* ist vorhanden. — Leider finde ich keine Angaben über die Pectorales dieses Tieres.

c) Chiroptera

Myotis myotis — Riesenfledermaus (Mausohr). Mit den Beschreibungen, die Macalister (1873) von den Chiropteren im allgemeinen gibt, stimmen meine Befunde an einem 25 g schweren männlichen Exemplar der angegebenen Art überein: Der von der ganzen Clavicula, dem Sternum und dem Processus ensiformis bis zur unteren Rippe entspringende *Pectoralis superficialis* strebt in convergierendem Verlauf zum Tub. majus und dessen Crista. Dabei steigen aber die caudalen Muskelbündel etwas mehr cranial, so daß eine geringe Taschenbildung durch Einrollung zustande kommt. Der *Pect. abdominalis* entspringt von der 8. Rippe und setzt mit der hinteren Taschenwand des *Pect. superficialis* an. Ein *Pect. prof.* entspringt von der Clavicula und dem 2. Rippenknorpel und zieht parallelfaserig zum Tub. majus humeri. — Der *Latissimus dorsi* entspringt von den Dornfortsätzen des 8. Brust- bis 3. Lendenwirbels. Die Fasern konvergieren unter Umgürtung des caudalen *Angulus scapulae*, aber ohne dort zu inserieren oder eine Ursprungszacke aufzunehmen. Sie umhüllen, wie bei *Homo*, den *M. teres major*, indem sie sich ihm ventral anlegen, wodurch eine Drehung der Verlaufsrichtung zustande kommt. In der Bewegungsweise sind die Fledermäuse nicht nur Flieger, sondern auch Hängekrallenkletterer (Böker und Panzer).

Zum Vergleich mit der fliegenden Fledermaus untersuchte ich auch zwei Amseln — *Turdus merula* L. Der bei ihnen von dem Sternum und der Carina sterni entspringende Teil des *Pectoralis superficialis* zieht mit parallelem Faserverlauf nach lateral, während der vom Rippenbogen entspringende Teil sich unter den cranialen schlägt, diesen umwindet und gemeinsam mit den tiefer gelegenen Fasern in der „Achselhöhle“ in eine Sehne übergeht, die mit den oberflächlich gelegenen Fasern an der Außenseite des Humerus inseriert. Auch hier finden wir also einen Umschlag der caudalen Fasern des *Pect. superficialis*, mit denen der schwache *Pect. profundus* in keiner Beziehung steht.

d) Edentata

Manis Dalmani — Pangolin (*Manis pentadactyla* L.). Nach Panzer (1932) ein schneller und geschickter sekundärer Krallenkletterer. Humphry (1870) beschreibt den *Pectoralis major*: „In *Manis* it has evidently been attached along the whole length of the sternum and to part of the linea alba. Its fibres converge to the pectoral crest of the humerus, those from below crossing beneath the others to the middle of the crest; but the chief part of the tendon of the muscle is inserted very low down below the middle of the humerus“. Die Beschreibung des *Latissimus dorsi* ist zwar sehr ausführlich, besagt aber nichts über den uns hier interessierenden Verlauf bzw. sein Verhalten zum *N. teres major*.

Choloepus didactylus — Unau. Hängezangenkletterer.

Bradypus tridactylus — Ai. Ebenfalls Hängezangenkletterer. Beide klettern vortrefflich. Bei *Bradypus* erreicht die reduzierte Clavicula das Sternum nicht (Weber 1928), es fehlt ihm auch eine Pars

clavicularis m. pectoralis. Zuckerkandl (1910) findet, daß der caudale Randteil des Pect. superficialis in seiner lateralen Hälfte nach hinten umschlägt und dadurch eine mit breitem hinterem Rand versehene Tasche bildet. Auf der beigegebenen Abbildung ist dies nicht deutlich zum Ausdruck gebracht.

Vom Latissimus des Ai sagt Humphry (1870): „The several fibres cross, like those of the pectoral; the fibres which arise hindmost passing forwards, beneath i. e. on the axillary side of the others, to the highest part of the inner bicipital ridge of the humerus (this is well seen in Ai, where the tendon of insertion is broad and stops at this ridge); and those which arise foremost pass lowest in the arm.“

Cyclothurus didactyla — Zwergameisenbär (*Cyclopes didactylus* L.). Nach Panzer und Weber modifizierter Zangenkletterer, dessen Vorderextremität außerdem zum Aufreißen von Baumrinde gebraucht wird. Humphry (1870) schreibt: „The two strata of the Pectoralis major are united behind by the superficial fibres curling into the deeper; so that when the superficial is layer is reflected to the axillary edge of the muscle the two strata form one sheet. The deeper stratum is, near the sternum, continuous with the pectoralis minor.“ Der Latissimus dorsi ist nach Humphry gleich ausgebildet und geformt wie bei *Bradypus*. Bei beiden Arten gehen von cranial kommende, durch den Umschlag in der Achselgegend distal gelegene Muskelteile als Latissimo-tricipitalis zum Condylus ulnaris (inner condyle, *Bradypus*) bzw. gar zur Handwurzel „on the inner side of the arm and the forearm to the wrist“ (*Cyclopes*).

Tatus novemcinctus (*Dasyus novemcinctus* L.) — Neunbindengürteltier, *Dasyus villosus* — Borstengürteltier, *Tolypeutes conurus* — Kugelgürteltier, *Chlamyphorus truncatus* — Gürtelmaus. Läufer und ein Teil davon Gräber. Kühlhorn (1937) beschreibt deren Extremitätenmuskeln mit genauen Angaben über Ursprung und Ansatz, leider aber nicht deren Verlauf. Lediglich Burne (1901) gibt den Verlauf des Latissimus dorsi von *Chlamyphorus truncatus* genauer an: „... and when this extensive origin occurs there is a close union with the insertion of the pectoralis forming a more or less complete floor to the axilla — in fact a well-developed ‚Achselbogen‘.“ Ich entnehme daraus, daß der Pectoralis und der Latissimus nur dann an derselben Stelle ansetzen können, wenn sie beide nicht durch den Teres major getrennt sind, also muß der Latissimus um den Teres herumziehen (oder wenigstens distal von ihm inserieren).

e) Rodentia

Lepus europaeus — Feldhase. Springer, nach Böker Haken-springer (Rudimentäre Clavicula).

Oryctolagus cuniculus — (Zahmes) Kaninchen. Springer und Scharngräber. Beide Arten wurden von Haack (1903) untersucht, das Kaninchen eingehend von Zuckerkandl (1910). Dieser allein achtet auf die Verlaufsrichtung der Pectoralisfaserung, während ich aus Haack entnehmen kann, daß die Pectorales bei beiden Arten sich gleichen.

Trotz der grabenden Tätigkeit des Kaninchens ist also anscheinend kein Unterschied in der Ausbildung der Pectorales festzustellen. Dabei ist allerdings zu bemerken, daß beide angeführten Autoren nur Stallkaninchen, die ja nie zum Graben kommen, und keine Wildkaninchen untersuchten. Eigene Nachprüfungen an Stallkaninchen ergaben dasselbe Bild. Von dem *Pectoralis superficialis* kann man einen oberflächlichen und einen tieferen Kopf unterscheiden. Der erste entspringt vom *Manubrium sterni* und inseriert zwischen *Biceps* und *Brachioradialis* am distalen Drittel des Humerus. Der tiefe Kopf entspringt unter dem oberflächlichen ebenfalls vom *Manubrium sterni* und zieht zum proximalen und mittleren Drittel des Humerus an eine *Crista tub. maj.* (Haack). Der als tiefste Schicht vom ganzen Sternum und dem Niphoid und der ersten Rippe entspringende *Pect. profundus* spaltet sich in seinem Verlauf in drei Köpfe auf, die von der *Clavicula* bis zur Mitte des Humerus inserieren. Ein *Pectoralis abdominalis* fehlt. Durch Anlagerung der beiden caudalen Ränder der *Pect. superfic.* und *Pect. prof.* entsteht eine scheinbare *Pectoralistasche* (Zuckerkanal), die aber nach caudal durchpräparierbar ist und nicht etwa durch Einrollung der Pectorales gebildet ist. Man kann also keinen Umschlag feststellen. — Der *Latissimus dorsi* zieht vom Rücken (Näheres bei Haack) zur *Crista tub. minoris*, ohne den *Teres major* zu umfassen. Breiter *Latissimotricipitalis*.

Sciurus vulgaris — Eichhörnchen. Ausgezeichneter Kletterer an Stämmen (Krallenkletterer) und in dünnstem Gezweig (Schwielenkletterer) (Panzer 1932), aber auch Springer.

Eigene Untersuchungen an zwei Exemplaren:

1. Altes Männchen, 270 g (vgl. Abb. 1).

Der *Pectoralis superficialis* entspringt als Ganzes vom Sternum in einer Ausdehnung von Höhe der 1. Rippe bis zum 4. Intercostalraum. Er läßt sich in zwei Teile zerlegen, eine *Pars cranialis* (*superficialis*), die vom Sternum in Höhe der 1. bis 3. Rippe entspringend (Abb. 1a) nach auswärts abwärts parallelfaserig zur *Crista tub. maj. hum.* zieht, wo sie muskulär bis zum Knochen deren ganze Länge besetzt. Eine *Pars caudalis* (*profunda*, Abb. 1b) entspringt, vom vorigen zum Teil überdacht, vom Sternum in Höhe der 2. Rippe bis 4. Intercostalraum, unterschreitet in ihrem Verlauf den vorigen und setzt mit sehr kurzer Sehne ebenfalls an der ganzen Länge der *Crista tub. maj. hum. an.* Der Verlauf ist ebenfalls nahezu parallelfaserig. — Der *Pectoralis profundus* entspringt vom Sternum von Höhe des 3. Rippenknorpels bis herab zur Spitze des *Proc. ensiformis* (Abb. 1c). Dadurch kommt die caudale Fläche dieses Muskels caudal vom *Pect. superfic.* unter die Haut zu liegen. Der Muskel zieht parallelfaserig nach aufwärts-auswärts, wird aber etwas lateral der Mitte durch einen von außen nach innen zum *Pect. abdominalis* und *Pectoralishautrumpfmuskel* durchziehenden Nerven in ein *craniales* Drittel und ein *caudales* Zweidrittel gespalten (Abb. 1d). Ab dieser Teilungsstelle getrennter, aber weiterhin parallelfaseriger Verlauf. Der *craniale* Teil inseriert am *Proc. coracoides* (entsprechend dem *Pect. minor hominis*) und an der Gelenk-

kapsel, der caudale Teil an der Crista tub. maj. unter dem Pect. superficialis. Etwa in der Hälfte des Verlaufs beginnen sich am caudalen Rande Fleischfaserbündel unter die cranial davon gelegenen unterzuschlagen und setzen etwas weiter proximal vom distalsten Punkt der Crista tub. maj. an (Abb. 1e). Dabei sind aber die Fleischfasern der beiden untereinander geschichteten Muskelzüge nicht trennbar miteinander verwachsen, so daß man nur künstlich eine kleine Pectoralis-

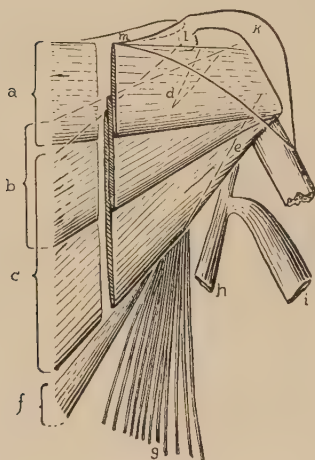


Abb. 1. Linke Rumpf-Oberarm-Muskulatur eines Eichhörnchens — *Sciurus vulgaris*. Pectoralis superficialis. a) Pars superficialis wird unterschichtet von b) Pars profunda. Unter dieser liegt c) Pectoralis profundus, der seitlich der Mitte d) von einem nach dorsal zum Pect. abdominalis durchziehenden Nerven (Ast des N. thoracicus ventralis) geteilt wird. Man sieht hier die Herausbildung eines Pect. minor mit seinem Ansatz am Processus coracoides, wie sie Zuckerkaudl beschreibt. Der andere Teil des Pect. prof. bildet bei Anthropoiden mit dem Pect. superficialis zusammen den Pect. major. Diese Teile des „Pect. major“ inserieren bei *Sciurus* alle in 3 Schichten in gleicher Breite an der stark nach außen vorspringenden Crista tuberculi majoris. Bei e) erfolgt ein kleiner Umschlag des Pect. prof. f) Pect. abdominalis und g) Pectoralis-Hautrumpfmuskel inserieren am Proc. coracoides und der Schultergelenkkapsel. h) Der von dorsal kommende Latissimus dorsi, seine Aufspaltung in 3 Ansatzteile ist nicht gezeichnet, jedoch der von ihm entspringende i) Latissimo-tricipitalis. k) Umriß des M. deltoideus.

l) Processus coracoides. m) Clavicula

tasche herstellen könnte. Die Ansatzlänge der umgeschlagenen Fasern beträgt 5 mm. Da jedoch über beiden Muskeln (Pector. superfic. et prof.) an der Oberfläche eine gemeinsame starke Pectoralisfascie liegt, kann man von der Achselhöhle aus vorpräparierend zwischen Pect. superficialis und profundus eine scheinbare Tasche darstellen, deren Seitenwände medial durch die Ursprungslinie beider Muskeln, lateral durch die Ansatzlinie, caudal durch die Pectoralisfascie gebildet werden. — Der Pectoralis abdominalis (Abb. 1f) entspringt von der Rectusscheide und der Bauchfascie caudal von der Spitze des Proc. ensiformis, zieht zunächst am Unterrand des Pect. profundus bis etwa zu dessen Mitte, unterschreitet ihn dann, um weiterhin schräg cranial-lateralwärts ziehend mit schmäler, flacher Sehne am Proc. coracoides und an der Gelenkkapsel unter dem cranialen Teil des Pect. prof. gelegen zu inserieren. Als dritter Muskel inseriert an derselben Stelle der hauptsächlich von der seitlichen Rumpfhaut kommende Pectoralis-Hautrumpfmuskel (Abb. 1g). — Der Latissimus dorsi (Abb. 1h) entspringt muskulär von den Dornfortsätzen der 5. bis 12. Brustwirbel, dann von der Aponeurosis lumbodorsalis im Bogen bis zur 13. Rippe und mit zwei Muskelzacken von der 13. und 12. Rippe. Sein Verlauf ist konvergierend nach cranial lateral, der obere Teil bedeckt das Schulterblatt. Kurz vor seinem Ansatz am Oberarm teilt sich der Muskel in drei Teile. Der craniale Teil geht 5,5 mm breit an die starke, den mächtigen M. triceps

bedeckende Fascie über. Der mittlere Teil geht 7,5 mm breit zur Crista tub. min. hum., an der thorax-zugewandten Seite des *M. teres* ansetzend. Der caudale Teil zieht medial-ventral über das Gefäßnervenbündel des Oberarms hinweg und inseriert in 3,5 mm Breite an der Crista tub. maj. humeri unter dem *Pect. prof.* (Muskulärer *Latissimus*-Achselbogen, Eisler 1912, Tobler 1902, Ruge 1905, 1914). Vom mittleren und auch etwas vom unteren Teil geht ein zunächst sehniger, dann relativ starker Muskelzug zum Ellbogen (*M. latissimo-tricipitalis*, Abb. 1i).

2. Während bei meinem zweiten untersuchten Exemplar die *Mm. pectorales* nahezu dieselben Verhältnisse zeigen wie bei dem ersten, weicht der *Latissimus* hier folgendermaßen ab: Von den drei Ansatzstellen geht die *Pars cran.* selbst in den starken *M. latissimo-tricipitalis* über, die *P. media* geht zur Crista tub. min., setzt aber nicht in gleicher Höhe wie der *Teres major* dort an, sondern distal von ihm, direkt an ihn anschließend. Die *P. caudalis* geht umgeschlagen über das Gefäßnervenbündel zur Crista tub. maj. hum. heran, so daß also die am weitesten caudal entspringenden Fasern am weitesten proximal am Humerus ansetzen.

Das Tier kam beschädigt in meine Hände, so waren das Gewicht und Geschlecht nicht mehr feststellbar.

Pedetes caffer — Springhase. Auf den Hinterbeinen springend sich fortbewegendes Tier. Parsons (1898, S. 866) schreibt: „The *Teres major* is wrapped round at its insertion by the tendon of the *Latissimus dorsi* as in the *Dipodidae*.“ Leider fehlt bei der Beschreibung der Pectoralmuskulatur die Darstellung ihres Verlaufs; wir dürfen aber aus dem Zitierten entnehmen, daß bei den Springmäusen (*Dipodidae*) ebenso wie bei *Pedetes* der *Latissimus* sich um den *Teres* herumwindet.

Glis glis — Siebenschläfer (Abb. 8, S. 232). Nach Panzer (1932) Schwielenkletterer, bei dem die Krallenhilfe eine ganz untergeordnete Rolle spielt. Nach Löhrl (1938, S. 157) Klammerkletterer.

Eigene Untersuchung an 5 Exemplaren.

1. Männchen im Oktober, Gewicht 60 g (ohne Kopf).

Der *Pectoralis superficialis* entspringt von der ganzen Länge des Sternums (*Manubrium* und *Corpus*) und zieht mit konvergierendem Faserverlauf zur Crista tub. maj. hum., wo er mit 8,4 mm breiter kurzer Sehne ansetzt. Dabei findet vom caudalen Teil kurz hinter dem Ursprung ein durchweg 4 mm breiter Umschlag nach dorsal-medial-cranial statt, dessen Ansatzsehne am Humerus dieselbe Höhe erreicht wie die des nicht umgeschlagenen Teils. Es entsteht also dadurch am Ansatz eine tiefe, nach cranial nur bindegewebig (Fascie) verschlossene Tasche zwischen zwei Muskel-Sehnenblättern gleicher Höhe.

Der *Pectoralis profundus* entspringt ebenfalls von der Medianlinie des Sternum von Höhe des zweiten bis fünften Rippenansatzes und zieht kaum konvergierend zum proximalsten Rand der Crista tub. maj. und dem anschließenden Teil des *Tuberculum majus* selbst, wo er mit 3 mm breiter Sehne zusammen mit dem *Pect. abdominalis* und einem Teil des *Latissimus dorsi* ansetzt. — Der *Pectoralis abdominalis* entspringt sehnig direkt aus der Rectusscheide und verläuft,

konstant 3 mm breit, zunächst parallel zum vorigen, dann allmählich unter ihn tretend, mit ihm zusammen an Crista et Tuberc. maj. hum. — Unter allen Pectoralismuskeln befindet sich ein mächtiger brauner Achselfettkörper (Herbstfang). Wären wie meist beim Menschen der umgeschlagene Teil des Pect. major (Pect. profundus) und des Pect. abdominalis im Muskel miteinander verwachsen, bekäme der Gesamtansatz eine größere Länge, wodurch auch die hintere Taschenwand mehr nach proximal verlief. Pectoralis superficialis und Deltoides sind im Ansatz ziemlich fest verwachsen und nur künstlich trennbar.

Der Latissimus dorsi entspringt abwärts vom 4. Brustwirbeldornfortsatz bis zur Aponeurosis lumbodorsalis und mit Zacken von der 11. bis 13. Rippe, eine Pars ilica ist nicht vorhanden. Der zunächst mit parallel-faserigem Verlauf nach cranial zum Oberarm ziehende flache Muskel spaltet sich kurz vor seinem Ansatz in zwei fast gleichgroße Teile. Die caudale Hälfte zieht über das Gefäßnervenbündel und den M. biceps hinweg zur Crista tub. maj. hum., wo er zusammen mit den Pectorales ansetzt (muskulärer Achselbogen). Die craniale Hälfte schlägt sich um den Teres major um und setzt mit schmaler Sehne zusammen mit diesem Muskel an der Crista tub. min. an. Vor seinem Übergang in die Sehne geht von den ursprünglich cranialsten Fasern ein starker M. latissimotricipitalis zum Ellbogen ab. Die Verhältnisse bei diesem Exemplar sind also ähnlich denen von Sciurus.

2. Männchen im August, Gewicht 137 g.

Die muskulären Verhältnisse entsprechen denen von Tier 1.

3. Männchen im August, Gewicht 90 g.

Hier beträgt die Einrollungsbreite des Pectoralis am Ansatz nur die Hälfte des nicht eingerollten Teiles. Sonst entsprechen die Ursprünge und Ansätze der Pectorales denen der vorgenannten Tiere.

Beim Latissimus kann keine Dreiteilung am Ansatz festgestellt werden. Der stark zum Ansatz hin konvergierende Muskel schlägt sich in eine schmale Sehne übergehend um den Teres major um, von den ursprünglich cranialsten Fasern geht am Oberarm der starke M. latissimotricipitalis zum Ellbogen hin ab.

4. Männchen im Oktober, Gewicht 100 g.

Der Pectoralis superficialis ist mit dem Deltoides rechts stark, links kaum verwachsen. Sonst verhalten sich die Pectoralismuskeln wie bei den vorigen. Vom Latissimus, der sich ebenfalls um den Teres umschlägt, geht hier nur das von caudal kommende Drittel in eine schmale Sehne über, die an der Crista tub. min. hum. inseriert, während die oberen zwei Drittel mit eingeschalteter ganz kurzer Zwischensehne in den starken Latissimotricipitalis übergehen. Ein Achselbogen teil ist nicht vorhanden.

5. Männchen im Februar, Gewicht 100 g.

Die Pectorales verhalten sich wie bei den beiden vorigen. Der Latissimus verhält sich wie bei Tier 3.

Wir sehen, daß bei dem hauptsächlich schwienekletternden Siebenschläfer, bei dem das Krallenklettern nur eine untergeordnete Rolle spielt, die Pectoralis- und Latissimus-Muskulatur ausgesprochen ähnlich

gebaut ist wie bei dem hauptsächlich krallenkletternden Eichhörnchen, bei dem das Schwielenklettern keine so große Rolle spielt. Die Bewegungsart am Stamm und im Gezweig ist dafür maßgeblicher als die Art, wie sich das Tier mit seinen Autopodien Halt auf der Unterlage verschafft. Diese Bewegungsart ist bei beiden Arten im ganzen genommen recht ähnlich. Wir finden wohl deshalb fast genau denselben Bau der Pectoralismuskeln, geringen Umschlag des Pectoralis an seinem caudalen Rand und dadurch Taschenbildung. — Der Latissimus dreht sich um den Teres herum und setzt an dessen thorax-zugewandter Seite an der Crista tub. min. hum. an. Dabei geht immer ein zweiter Ansatz in den recht starken M. latissimo-tricipitalis über, häufig ein dritter Ansatz als muskulärer Achselbogen über den Gefäßnervenstrang des Armes hinweg zur Crista tub. maj. hum., wo er mit der Pectoralismuskulatur ansetzt.

Dipodidae — Springmäuse s. *Pedetes caffer* (s. S. 179)

Microtus arvalis — Feldmaus. Nach Löhrl (1937, S. 147ff.) eine „schlecht laufende und meist auch nicht kletternde“ Wühlmaus. Ein gefangenes Tier war im Klettern „bedeutend ungeschickter als die Waldmaus und auf dünne Zweige konnte sie sich überhaupt nicht wagen“. Auch nach Panzer (1932) klettert sie selten und schlecht. Sekundäres Krallenklettern. Das Wühlen der Gänge geschieht fast ausschließlich mit dem Gebiß, die Extremitäten werden nur zum Hinausschaffen, Hinausschleudern der Erde gebraucht.

Eigene Untersuchung an einem (wahrscheinlich nicht voll ausgewachsenen) Weibchen vom September, Gewicht 13 g.

Der Pectoralis superficialis entspringt vom cranialen Rand des Manubrium sterni bis zum caudalen Rand des Corpus sterni, zieht parallelfaserig nach cranial lateral ohne jeden Umschlag und setzt an der Crista tub. maj. hum. an. Er überschichtet zum großen Teil den vom Corpus sterni in Höhe des 3. Rippenansatzes bis zur Mitte des Proc. ensiformis entspringenden Pectoralis profundus, der ebenfalls parallelfaserig ohne umzuschlagen zum Humerus zieht. Sein Ansatz reicht vom Humeruskopf bzw. der Gelenkkapsel bis zur Crista tub. maj., jedoch hier nicht so weit distal wie der vorige. Ein Pectoralis abdominalis entspringt caudal vom Pect. prof. von der Rectusscheide und zieht als schmales, dünnes Muskelbündel, die vorigen unterschichtend, etwa zur Mitte der Crista tub. maj. hum. Der Latissimus dorsi entspringt vom 7. Brustwirbeldornfortsatz abwärts und der Aponeurosis lumbodorsalis; Rippenursprungszacken konnte ich beiderseits keine feststellen. Er ist nur eine schmale faserbündelarme Muskelplatte, die konvergierend in eine auffällig schmale, beiderseits nur 0,3 mm breite Sehne übergeht, die an der Crista tub. maj. ansetzt, nachdem sie unter dem Gefäßnervenbündel und dem Biceps den Sulcus intertubercularis überbrückt. Der Ansatz dort erfolgt genau distal vom Teres. Einzelne Fasern gehen schmal zur Außenfläche der Scapula, dort an einem Knochenvorsprung des Angulus caudalis inserierend. Außerdem geht vor dem Übergang in die dünne Sehne ein verhältnismäßig starker M. latissimo-tricipitalis ab.

Mus musculus — Hausmaus. Behender Läufer, guter Kletterer, Krallenklettern z. T. mit Schwanzhilfe, gräbt kaum.

Eigene Untersuchungen an 8 Exemplaren (Wildfänge, keine Zuchttiere):

5 ausgewachsene Männchen, Gewichte 15,3; 17,0; 17,5; 19,0 und 21,0 g; 1 junges Männchen, Gewicht 13,0 g; 2 gravide Weibchen, Gewicht 23,0 und 23,3 g.

Die Muskulatur verhält sich bei allen 8 Exemplaren ziemlich gleich. Der *Pectoralis superficialis* entspringt von der ganzen Länge des Sternum und zieht mit konvergierendem Verlauf zur *Crista tub. maj. hum.* Der sehr schmale *Pect. profundus* entspringt nur von der 3. und 4. Rippenknorpelknöchelgrenze und zieht zum *Proc. coracoides*. Der *Pect. abdominalis* entspringt von den sternumnahen Rippenknorpeln, medial vom *M. rectus abdominis* liegend, und zieht als 1,0 mm breites dünnes Muskelbündel unter den *Pectoralis superficialis* zum *Tuberculum majus humeri*. Ein Umschlag der *Pectoralismuskulatur* findet also nicht statt.

Der *Latissimus dorsi* hat seinen Ursprung mittels der *Aponeurosis lumbodorsalis* von der Höhe des 10. Brust- bis zur Höhe des 2. Lendenwirbels, er zieht als fast parallelfaseriges, etwas konvergierendes schmales und dünnes Muskelband nach lateral-cranial, um bei 2 Tieren auf der thorax-zugewandten Seite des *Teres major* an der *Crista tub. min.* anzusetzen, nachdem er diesen Muskel vorher umwunden hat.

Bei weiteren zwei Tieren jedoch konvergieren die Fleischfasern zur Sehne, es läßt sich also keine Drehung um den *Teres* feststellen, und die Sehne setzt genau distal vom *Teres major* am Humerus an; bei den anderen 4 Tieren setzt er auf der thoraxabgewandten Seite des *Teres* ziemlich distal an.

Apodemus silvaticus — Waldmaus. Löhrl (1938, S. 131) hat in vorzüglicher Weise die Fortbewegungsarten der Waldmaus beschrieben und analysiert. Sie läuft ausgezeichnet, springt (hüpft) aber auch größere Strecken nur mit den Hinterbeinen, wobei sie Sprünge bis zu 80 cm macht, schwimmt und klettert ausgezeichnet. Normalerweise ist sie Krallenkletterer, nach Panzer (1932) sekundärer Krallenkletterer, wobei noch die Haftballen eine Rolle spielen. „Werden die Zweige jedoch dünner, so daß weder Krallen noch Haftballen ausschließlich benutzt werden können, so werden die Tiere immer mehr zu Klammerkletterern. — Eine nicht unwesentliche Bedeutung hat hierbei der Schwanz. — Seine Hauptbedeutung besteht darin, daß er stark gestrafft werden kann und so wird er besonders derart benützt, daß er gegen umgebende Zweige gestemmt wird.“ (Löhrl 1938, S. 133.)

Eigene Untersuchung an 6 männlichen Exemplaren; da hiervon 3 abgehäutet in meinen Besitz kamen, konnte ich deren Gewicht nicht feststellen, die anderen wogen 22,0, 19,5 und 24,4 g.

Der *Pectoralis superficialis* entspringt vom Oberrand des Sternum bis zur Ansatzhöhe der 3./4. Rippe. Der Ansatz nimmt an der *Crista tub. maj. hum.* das 2. Viertel der Humeruslänge von proximal ein. Der Faserverlauf ist ohne jeden Umschlag. Der Ursprung des

Pectoralis profundus vom Sternum erstreckt sich von der 2. Rippe bis zur Mitte des *Proc. ensiformis*. In seinem parallelfaserigen Verlauf unterschreitet er den vorigen und setzt weiter proximal am Humerus an bis hinauf zum *Tuberculum majus humeri*. Zwischen beiden Muskeln liegt nur eine dünne Fascie, die anscheinend erst in der lateralen Hälfte beider Muskeln als Verschiebeschicht dient, in der medialen Hälfte dagegen beide Muskeln eher unverschieblich miteinander verbindet. Einen *Pectoralis abdominalis* konnte ich nicht feststellen. Dagegen liegt ein ausgeprägter Hauttrumpfmuskel vor, der dorsal den *Latissimus dorsi* breit von der *Scapula* an nach hinten überlagert.

Der *Latissimus dorsi* ist (senkrecht zum Faserverlauf) ein nur durchschnittlich 4 mm breites Muskelband, das von der *Aponeurosis lumbodorsalis* von Höhe des 11. Brust- bis zur Höhe des 2.—3. Lendenwirbels entspringt und um den *Angulus caudalis scapulae* herum sich schwach drehend zur *Crista tub. min. hum.* zieht, dort weit proximal an der thoraxzugewandten Seite des *Teres major* ansetzend.

Cavia cobaya — Zahmes Meerschweinchen. Ein Tier, das nie klettert. Ob die wilde Stammform gräbt, konnte ich nirgends in Erfahrung bringen, die Haustierform tut es jedenfalls nicht. Reiner Läufer.

Bei 3 untersuchten Exemplaren konnte ich in guter Übereinstimmung mit Zuckerkandl (1910) folgendes feststellen: Der *Pectoralis superficialis* läßt sich nach Saar (1903) in zwei Schichten trennen, deren obere von der cranialen Spitze des Sternum bis zum Ansatz der 2. Rippe entspringend die untere von ventral her überdacht; diese entspringt vom Sternum in Ansatzhöhe der 1.—3. Rippe. Beide Teile inserieren nach parallelfaserigem Verlauf an der *Crista tub. majoris*. Auch der *Pectoralis profundus* läßt sich in zwei Schichten trennen. Die craniale vom Sternum (Ansatzhöhe des 3.—5. Rippenknorpels) entspringende Schicht geht nicht an den Humerus, sondern über diesen als „Schulterzacke“ hinwegziehend an den Ursprung des *M. supra spinam*, wo sie mit diesem Muskel verwachsen ist. In ihrem Verlauf befindet sich über dem *Caput humeri* eine deutliche Zwischensehne (Schulterzacke vgl. Pferd und Rind). Die caudale Schicht des *Pectoralis profundus* entspringt vom Sternum in Höhe des 5. Rippenansatzes bis zum *Processus ensiformis* und inseriert, die vorgenannten Muskeln dorsal kreuzend, am *Caput humeri*, dem *Tuberculum majus* und an der Gelenkkapsel bis zum *Processus coracoides*. Ein *Pect. abdominalis* liegt dem vorigen am Ursprung ventral auf, entspringt vom *Proc. ensiformis* und der Bauchaponeurose (*Rectusscheide*), unterschreitet wiederum den vorigen Muskel und setzt an der Gelenkkapsel und am *Proc. coracoides* an, erreicht also nicht das *Caput humeri* oder eine *Crista*.

Der *Latissimus dorsi* entspringt breit vom 4. Brustwirbel bis zum 5. Lendenwirbel, z. T. aponeurotisch und setzt am Ansatz verwachsen mit der Teressehne thoraxabgewandt vom *M. teres* an der *Crista tub. minoris* an. Von dem Muskel geht ein starker *Latissimotricipitalis* zum Ellbogen und in die Vorderarmfascie ab.

f) *Carnivora*

Felis leo — Löwe. Reines Bodentier, also Läufer, in der Jugend vereinzelt auch schleichend, wie Böker (1935, S. 128) zeigt, und Zielspringer. Klettert nie.

Scharlau (1925) beschreibt die in Frage kommende Muskulatur wie folgt: Der *M. pectoralis* besteht aus 4 Teilen: a) der oberflächlichste *Pect. I* ist distal mit dem *M. brachiocephalicus*¹ fest verbunden, er überspannt den *M. biceps* und strahlt in die Unterarmfascie aus. b) Der darunter liegende stärkste und kräftigste Teil, der *Pect. II* ist an der Insertion mit dem vorigen verwachsen und zeigt mehr horizontale Faserung gegenüber den anderen Pectoralisteilen. Der Ansatz reicht vom oberen Abschnitt bis zum unteren Drittel des Humerus. c) Der *Pect. III* ist schmal, aber kräftig. Nachdem er, unmittelbar auf dem *Lig. intertuberculare* gelegen, den *Sulcus intertub.* überbrückt, inseriert er am medialen Teil des *Caput humeri*, wo er durch Muskelfasern fest mit dem *M. supra spinam* verbunden ist. d) Der *Pect. IV*, eine breite, dünne Platte, inseriert medial vom *M. deltoideus* und *Pect. II*, lateral vom *M. biceps*. Die Insertion erstreckt sich fast über die ganze Länge des Humerus: proximal an den Sehnenspiegel des *Pect. III* reichend, in der Mitte an die laterale Fläche des Humerus; distal legt sich seine Aponeurose der Unterfläche des *Pect. I* an, mit diesem in die Vorderarmfascie gelangend. Scharlau beschreibt nicht die Ursprünge, diese dürften etwa denen der Katze entsprechen (s. S. 185). Der *Latissimus dorsi* (S. 190) „ist ein außerordentlich grobfaseriger Muskel. Wie beim Menschen verwächst er auch beim Löwen mit dem *Teres major*, und zwar in schräger Linie, die im Mittel 12 cm vor der Insertion des *Teres major* liegt. Doch ist die Verwachsung insofern eine andere, als sie nicht wie beim Menschen auf der medialen Seite des Muskels, also zu den Rippen hin, sondern auf der lateralen Seite, zum Humerus hin, erfolgt und die Sehne den *M. teres major* abwärts als Sehnenspiegel überlagert. Eine Verstärkung erhält der Muskel noch durch Muskelfasern, die von der Unterfläche der Rückenportion des *Trapezius* kurz vor seiner Insertion entspringen“. Nach der Abbildung nimmt der Ansatz das 2. Fünftel des Humerus ein. Der *M. latissimo-tricipitalis* entspringt mit einer inneren Portion an der Außenseite des *M. latissimus* etwas unterhalb der Stelle, wo der *Lat.* mit dem *Teres major* verwächst. Sie zieht nach abwärts und verbindet sich alsbald mit der äußeren Portion (von der *Fascia infra spinam* kommend) und inseriert (auf der medialen Fläche des *Caput longum m. tricipitis*) am *Olecranon* und der Unterarmfascie.

Felis domestica — Hauskatze². Die Katze ist im wesentlichen ein Bodentier, ähnlich dem Löwen. Böker (1935, S. 127) vermutet auf

¹ Der *M. brachiocephalicus* ist die bei Schwund des Schlüsselbeins zustande gekommene Vereinigung der Schlüsselbeinteile des *M. sternocleidomastoideus* und des *M. deltoideus*.

² Die Hauskatze soll von der nubischen Falbkatze (*Felis ocreata maniculata* Cretsch.) abstammen und wurde im alten Ägypten als Tempelkatze gehalten (Meerwarth-Soffel 1920, S. 208).

Grund seiner Untersuchungen der Skelettproportionen und der Pfotenbildung, daß sie von schleichenden Vorfahren abstammt. Auch heute noch beschleichen Katzen ihre Beutetiere, z. B. Vögel. Daß die Katze aber nebenbei auch Kletterer ist, besonders in der Not, ist allgemein bekannt. Jedoch ist die Hauskatze darin keineswegs Meisterin, wie manche ihrer Verwandten, z. B. die Wildkatze (*Felis catus* L.), deren Untersuchung hierin vergleichsweise sehr interessant wäre. Die Hauskatze erreicht die Höhe eines Baumes vor allen Dingen mit Zielsprung, während ihr Klettern kläglich zu nennen ist; es ist eine Mischung zwischen Krallen- und Stemmklettern. Wenn wir uns in der Literatur über die *Pectoralis*-Muskulatur der Katze unterrichten (Haack 1903, Zuckerkandl 1910, Martin 1914), erhalten wir die verschiedensten Angaben, nach denen man sich nur schwer eine genaue Vorstellung machen kann. So schreibt Ribbing (1938, S. 558), daß das Verhalten des *Pectoralis* bei der Katze nicht genügend aufgeklärt sei. Bei ihr läßt sich nämlich durch Präparation jeder Muskel in verschiedene Schichten aufgliedern, die sich durch geringgradige Änderung im Faserverlauf von den anderen unterscheiden. Aus diesem Grunde ist die Aufteilung und Benennung bei den einzelnen Autoren verschieden.

Eigene Untersuchung an einem nicht ausgewachsenen weiblichen Exemplar: Der *Pectoralis superficialis* läßt sich in mehrere Züge trennen. Diese verlaufen alle von ihrem in der Medianlinie gelegenen 40 mm langen Ursprung (7 mm cranial vom cranialen Rand des Sternum — von einer Art Halsraphe, vgl. Maulwurf — bis zur Ansatzhöhe der 4. Rippe) an eine sich über die ganze Länge des Oberarmes erstreckende *Crista tub. maj. hum.* Dabei besteht ein deutlicher Unterschied zwischen einem mehr caudal und zu gleich tiefer gelegenen Teil, dessen Fasern nach cranial-lateral konvergieren und einem mehr cranialen, den anderen von ventral überlagern den Teil, dessen Fasern parallel nach lateral ziehen. Dem letzteren wiederum aufgelagert ist ein besonderes, ebenfalls parallelfaseriges, dünnes, durchschnittlich 6 mm breites Bündel, das von dem oben Halsraphe genannten Ursprung herkommt und bis zur Unterarmfascie (Unterarmbinde Martin) zieht. Der *Pectoralis profundus* entspringt in der ganzen Länge des *Corpus sterni*. Die Fleischfasern verlaufen schräg nach cranial-lateral etwas konvergierend; dabei spaltet sich der Muskel etwa in seiner Mitte in zwei gleichbreite Portionen, wovon die craniale zum *Processus coracoides*, der Gelenkkapsel und dem medialen Teil des *Tuberculum majus* zieht. Die caudale Portion dagegen inseriert mit einer 30 mm breiten dünnen, aber festen Sehne an der medialen Seite der *Crista tub. maj.* Ein *Pectoralis abdominalis*, der von Haack und Martin als 3. Kopf des *Pectoralis profundus* gerechnet wird, entspringt von der ventralen Rectusscheide in der Gegend um den *Processus ensiformis*, cranial und caudal diesen etwas überlagend und zieht nach lateral im Bogen, dem *M. pect. prof.* zunächst seitlich angeschlossen. Am Ursprung überlagern sich die beiden Muskeln nirgends. Etwa in der Hälfte der Länge unterschreitet der *Pect. abdominalis* den *Pect. profundus*, so daß er zur Hälfte verdeckt wird;

am Ansatz sind die caudalen Ränder beider Muskeln in gleicher Höhe. Der Ansatz des Pect. abdom. lagert sich schmal sehnig dorsal dem des vereinigten Ansatzes des Pect. prof. mit dem ventralen Ansatz des M. latissimus dorsi an und geht mit diesen zu den zwei distalen Dritteln der Crista tub. maj. hum. Wir sehen hier also (wie beim Meerschweinchen) eine dachziegelartige Überlagerung der Teile der Pectoralisgruppe: die am weitesten cranial entspringende und oberflächlich gelegene Pars sternoantibrachialis (Zucker кандl) setzt an der Extremität am weitesten distal an, die am weitesten caudal entspringende und tief gelegene Pars abdominalis setzt ziemlich weit proximal am Humerus an. Es liegt also eine Überkreuzung der einzelnen Teile vor, wie wir sie auch sonst bei reinen Läufern sehen (Pferd usw.). Ein Umschlag jedoch, oder eine Taschenbildung ist nirgends — auch nicht einmal andeutungsweise — zu erkennen. Der Latissimus dorsi entspringt muskulär von den Dornfortsätzen des 4. bis 5. Brustwirbels bis zum 11. Lendenwirbel, dann im Bogen von der Rückenaponeurose ohne Rippenzacken (Martin: sehnig von Proc. spin. der Lenden- und letzten 7 Brustwirbel (7—13), sowie fleischig an den letzten beiden Rippen; Haack beschreibt auch keine Rippenzacken). Die Verlängerung des Muskelaußenrandes nach der Wirbelsäule zu trifft auf den 5. Lendenwirbel. Das breite Muskelband teilt sich ziemlich genau in zwei Hälften: eine craniale Portion setzt unterhalb des Tuberculum minus an (eine Crista ist nicht ausgebildet), eine caudale Portion geht (als muskulärer Achselbogen) zur Ansatzsehne der caudalen Portion des Pect. prof. über M. biceps und Armmervengefäßbündel hinweg. Haack fand eine Abzweigung vom ventralen Rand, die teils mit dem M. pectoralis superficialis (= Pars sternoantibrachialis Zucker кандl) verschmilzt, teils in die Aponeurose dieses Muskels und in die Unterarmfascie übergeht.

Canis familiaris — Haushund. Ausgesprochener Läufer, der nie klettert oder gräbt.

Wegen der verschiedenen Domestikationsrassen wird man Vergleiche von verschiedenen Untersuchungsbefunden nur bedingt ziehen dürfen, zumal infolge von Änderungen in den relativen Skelettproportionen auch Änderungen in der Ausbildung der Stärke und der Verlaufsrichtung der einzelnen Muskelteile zustande kommen dürften (vgl. S. 223). Ellenberger und Baum (1906), Zucker кандl (1910) und Martin (1923) beschreiben in gleicher Weise die Pectorales. Der Pect. superfic. ist nur ein schwacher dünner Muskel, der sich in zwei übereinandergelegenen Portionen darstellen läßt. Von diesen entspringt die oberflächliche vom Sternum in Höhe der 1. bis 3. Rippe, die tiefere darunter vom Sternum jedoch nur in Höhe der 1. Rippe. Sie verwächst dann mit der oberflächlichen und beide setzen an der ganzen Länge der Crista tub. maj. hum. an, die sich auf die drei proximalen Viertel des Humerus erstreckt. Auch der Pect. profundus läßt sich in zwei Teile zerlegen, von denen der craniale in Höhe der 2. bis 4. Rippe vom Sternum entspringt und an das Tuberculum majus zieht, dort mit dem M. supra spinam verwachsend. Der caudale Teil entspringt vom Sternum in Höhe der 4. bis 9. Rippe, außerdem von den 6. bis 9. Rippen-

knorpeln und vom Proc. ensiformis und inseriert am Tuberculum minus und der Crista tub. maj. hum. Ein Pectoralis abdominalis ist nicht differenziert. Am Humerusansatz wird der Pect. superficialis durch den profundus unterschichtet. Da keine Umdrehung stattfindet und die caudalen Ränder beider Muskeln nicht verwachsen sind, fehlt eine Pectoralistasche. — Der Latissimus dorsi entspringt (Martin 1923, S. 176) „sehnig von den Proc. spin. der Lenden- und 7 letzten Brustwirbeln, sowie fleischig von den letzten beiden Rippen. Er endet mit dem Teres major und der Sehne des Brustbauchhautmuskels (Panniculus carnosus) verschmelzend medial an der Linea tuberculi minoris humeri. Teilweise geht die Endsehne auch in die Vorarm- und Unterschulterbinde, sowie in die Aponeurose der Brustmuskeln über“. Eigene Untersuchung an einem 9100 g schweren männlichen erwachsenen Hund von kleinerer unbestimmter Rasse, etwa Foxterriergroße und -gestalt: Die Pectoralismuskulatur erscheint mir nicht ausgesprochen schwach, zumal sie insgesamt beinahe 2% des Körpergewichtes ausmacht (vgl. S. 225). Sonst entsprechen die Befunde etwa denjenigen der zit. Literatur, außer daß der Pect. prof. sich nicht zweiteilen läßt und nur am Tuberculum majus, nicht am Tub. minus und an der Crista tub. majoris, ansetzt. Außerdem läßt sich deutlich von ihm ein Pectoralis abdominalis trennen, der vom Proc. ensiformis entspringend in die Oberarmfascie zieht, ohne bestimmten Knochenansatz. Die Befunde am M. latissimus dorsi dagegen stimmen mit den zitierten überein.

Canis vulpes — Fuchs. Ein ausgesprochener Läufer, der aber nach Panzer (1932, S. 180) „gut klettert, in Dickungen 3—4 m hoch, sonst auch auf 45—50° geneigte Bäume, nach Art des Stemmkletterns“. Bei ihm sind die Pectoralis-Muskeln nach Saar (1903, S. 158) denen des Hundes recht ähnlich und wie man aus seinen Tafeln ersieht, findet weder bei den Pectorales noch beim Latissimus eine Umdrehung oder Einrollung des Faserverlaufs statt. Meine Untersuchung eines 6120 g schweren Männchens zeigt weitgehende Übereinstimmung damit und mit den Befunden am Hunde. Ein Pectoralis abdominalis ist nicht vorhanden. Der Ansatz des M. latissimus geht an einen Sehnenbogen, an den zugleich der M. teres mit einem Teil seiner Fasern und auf der anderen Seite der M. latissimo-tricipitalis inseriert (s. Abb. 2).

Ursus tibetanus. Unter diesem Namen beschreibt Zuckerkandl (1910) die Pectoralismuskulatur des Bären. Wahrscheinlich ist der tibetanische *Ursus pruinus* Blyth (Weber 1928, S. 331), (Abb. 5) weniger wahrscheinlich der *Tremarctos tibetanus* F. Cuv (Weber 1928, S. 330) — Kragenbär gemeint. Nicht so genau ist die Beschreibung der Pectoralis- und Latissimusmuskeln von *Ursus americanus* Pall. — dem Baribal Nordamerikas durch F. J. Shepherd (1884). *Ursus americanus* ist nach Panzer (1932) Stemmkletterer, der häufig und geschickt klettert; *Tremarctos tibetanus*, der Kragenbär, ist sogar fast ausschließlich baumlebend, ebenfalls Stemmkletterer. Panzer führt *Ursus pruinus* nicht auf; ich konnte auch sonst nirgends über seine Lebensweise etwas finden. Nach Zuckerkandl reicht der Ursprung des Pectoralis superficialis vom Manubrium und Corpus sterni

bis zum 7. Intercostalraum und biegt dann seitlich ab auf die 8. bis 10. Rippenknorpel. Er setzt an der *Crista tub. maj. hum. an*, wobei der caudale Rand des Muskels sich nach hinten umschlägt. Dies ist auch auf seiner beigegebenen Abbildung gut zu erkennen. Ihm ist noch ein *M. sternohumeralis* aufgelagert, der vom *Manubrium sterni* entspringt, 2 Querfinger breit ist und lateral vom proximalen Anteil der *Crista tub. maj. an* der Außenfläche des Humerus inseriert. Der *Pect. prof.* entspringt von den 3. bis 7. Rippenknorpeln und inseriert unter der Sehne des *M. supra spinam* am *Tuberculum majus humeri*. Der *Pectoralis abdominalis* entspringt als 3 Querfinger breite Platte entsprechend

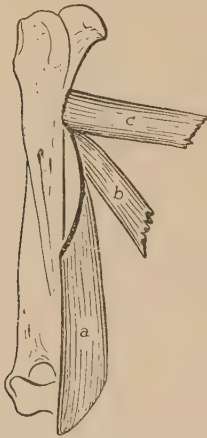


Abb. 2. Linker Humerus des Fuchses — *Canis vulpes*

An einem der Oberarmmuskulatur aufliegenden starken Sehnenbogen, der mit distal freiem Ende an der *Crista tub. maj.* befestigt ist, setzen von distal nach proximal der *M. latissimo-tricipitalis* (a), der *M. latissimus dorsi* (b) und z. T. der *M. teres major* (c) an. Der *Teres* geht aber in der Hauptsache direkt an die kurze *Crista* (mehr *Tuberositas tuberculi majoris*). Das distale Ende des *Latissimo-tricipitalis* geht in die Unterarmfascie über

dem Rippenbogen von der vorderen Wand der Rectusscheide, schiebt sich hinter den umgerollten Anteil des *Pect. superfic.* und inseriert mit schmaler membranöser Sehne an der *Crista tub. maj.* An den Ansatz der Brustmuskeln gelangt noch ein Muskelzug vom *Latissimus dorsi*.

Der *Latissimus* des amerikanischen Bären kommt nach Shepherd (1884) von einem schmalen Stück der *Crista ilica*, sämtlichen Lenden- und den 2—3 letzten Brustwirbeln, hat keine Rippenursprünge und zieht zur hinteren Kante der *Bicepsrinne* (= *Crista tub. min.*); über den uns interessierenden Verlauf ist damit aber nichts ausgesagt.

Martes foina — Steinmarder. Ausgezeichneter Kletterer. Sekundärer Krallenkletterer (Panzer 1932), aber auch guter Läufer, der sich meist in Galoppsprüngen auf ebenem Boden und auch auf größeren Ästen fortbewegt. Dabei ist die Wirbelsäule, hauptsächlich der Lenden- und Lenden-, stark dorsal gekrümmt. Eigene Untersuchung an einem im Eisen gefangenen und bereits abgehäutet erhaltenen weiblichen Exemplar: Kopf und beide Unterschenkel fehlten, der rechte Humerus ist gebrochen. Gewicht schätzungsweise 1200 g.

Der *Pectoralis superficialis* entspringt vom cranialen Ende des Sternum bis zur Ansatzhöhe. Er inseriert an der lateralen Kante des Humerus (*Tub. majus* und *Crista tub. maj.*) und läßt sich in zwei Portionen teilen, die bei fast völlig parallelem Faserverlauf durch eine dünne Zwischenfascie getrennt sind. Dabei wird das caudale Drittel

der cranialen Portion von einem cranialen Fünftel der caudalen Portion von ventral her überlagert. Auffällig ist, daß die caudale Portion des rechten Muskels durch Einrollung einiger Faserzüge am Ansatz eine kleine Tasche bildet, welche die craniale Portion in sich aufnimmt. Links ist diese Einrollung und Taschenbildung nicht vorhanden; auch überlagern sich die Ansätze beider Portionen hier kaum noch, obwohl ihre Ansatzlänge 4 mm kürzer ist. Der *Pect. profundus* entspringt vom Sternum ab in Höhe der 2. Rippe bis zum Schwertfortsatz. Er setzt unter dem *Pect. superficialis* an derselben Stelle und in derselben Ausdehnung als zweite Schicht mit platter dünner Sehne an. Auch dieser Muskel läßt sich in eine craniale und eine caudale Portion teilen, allerdings rechts weniger gut als links. Hier geht die caudale Portion direkt auf die Sehne des muskulären Achselbogens des *Latissimus* zu und inseriert dort, hat also keinen Knochenansatz. Rechts jedoch ist die Zwischenfacie zwischen beiden Portionen kaum stärker als sonst das *Perimysium internum*. Ein *Pectoralis abdominalis* ist nicht vorhanden. Der *Latissimus dorsi* entspringt muskulär vom 3. bis 8. Brustwirbel, dann mittels der sehr dünnen *Aponeurosis lumbodorsalis* bogenförmig bis zur 13. Rippe, von dieser sehr breit, schmal dagegen von der 12., 11. und 10. Rippe. Sein Ansatz ist dreigeteilt: der craniale Teil geht mit kurzer dünner Sehne an das caudale Drittel der *Margo axillaris scapulae*. Der mittlere Teil geht zusammen mit dem *Teres major*, ohne ihn zu umfassen, zur *Crista tub. minoris* und — dem *Sulcus intertubercularis* sehnig aufliegend — auch an die *Christa tub. majoris*. Der caudale Teil geht, den *Biceps* und das Gefäßnervenbündel medial überbrückend, zum Ansatz des *Pect. prof.* (Achselbogen). Die Muskelansätze des caudalen Teils und des *Pect. prof.* sind auf der Endstrecke fest miteinander verwachsen.

Martes martes — Edelmarder, Baumarder. Diese Marderart klettert noch häufiger als vorige auf Bäumen, ihre Fortbewegungsart ist aber dieselbe.

Eigene Untersuchung an einem 1150 g schweren männlichen Exemplar: Der *Pectoralis superficialis* läßt sich ebenfalls in zwei Portionen unterteilen. Eine oberflächliche Portion entspringt vom *Manubrium sterni* und geht etwa zur Mitte des Humerus, wo sie durch Einrollung der caudal entspringenden Bündel eine am Ansatz ca. 6 mm tiefe Tasche bildet. Die tiefere Portion entspringt ebenfalls vom *Manubrium* und vom cranialen Teil des *Corpus sterni* bis zur Ansatzhöhe der 3. Rippe. Sie läßt sich in mehrere, einander gegen den Ansatz hin unterkreuzende Schichten teilen, die ohne Umschlag am *Tuberculum majus* und der zugehörigen *Crista* inserieren. Der *Pect. profundus* entspringt als tiefste Schicht vom *Manubrium* und *Corpus sterni* in ihrer ganzen Länge und inseriert unter den vorigen am *Coracoid*, der Gelenkkapsel des *Articulus humeri*, dem *Tuberculum majus* und der *Crista tub. maj.*, das distale Drittel des Humerus freilassend. Eine Einrollung ist nicht vorhanden. Die distalste Partie geht 2—3 mm breit, z. T. in die *Fascia brachii* über, z. T. an einen Sehnenbogen, der quer zum Oberarm an der Radialseite liegt und an der *Crista tub. maj. hum.* befestigt ist. An diesen Sehnenbogen kommt von dorsal ein Teil des *Latissimus dorsi*.

Dieser Muskel entspringt von den Dornfortsätzen der 5.—13. Brustwirbel (14 Brustwirbel sind vorhanden) sowie von der 11., 12. und 13. Rippe. Verlauf und Ansatz sind entsprechend wie bei *Martes foina*; der distale Teil geht zusammen mit dem oben genannten Zuge des *Pect. prof.* an den schon erwähnten Sehnenbogen, von dem aus auch der relativ schwache *Latissimo-tricipitalis* zum Ellenbogen abgeht (vgl. Fuchs, Abb. 2).

g) Ungulata

Elephas indicus — Indischer Elefant. Reiner Läufer. Miall und Greenwood (1878) schreiben, der *Pect. major* (superfic.) bestehe aus zwei verschiedenen Portionen, die eine kommt von der cranialen Hälfte des Sternum, verläuft ungefähr lateralwärts und setzt ungefähr in der Mitte des Humerus an, ein Teil der caudalen Fasern (lowest) geht in die Armfascie über. Die andere Portion kommt von den zwei caudalen Dritteln des Sternum, zieht lateral-cranial unter dem cranialen Teil zur Innenfläche der *Crista tub. maj.*, nach aufwärts nahezu das *Tub. majus* erreichend. Einen *Pect. minor* (prof.) konnten die Autoren nicht finden, er sei dagegen von Cuvier und Laurillard als schmaler Muskel unter der cranialen Portion des *Pect. superfic.* zum oberen Ende des Humerus ziehend beschrieben. Obwohl über eine Einrollung des *Pectoralis* hier nichts ausgesagt ist, ist der Beschreibung doch zu entnehmen, daß eine solche nicht stattfindet: Die caudale, tiefer gelegene Portion unterschreitet die oberflächliche und setzt weiter proximal am Humerus an, die oberflächliche Portion selbst geht mit ihren caudalsten Fasern gar nicht zum Humerus, sondern in die Armfascie; beides spricht gegen eine Einrollung. Auch beim *Latissimus* findet keine Umdrehung statt. Wenn auch die Autoren schreiben (S. 267) „the tendon of *teres major* is embraced by the two portions of the tendon of *latissimus dorsi*, of which the more superficial is inserted into the humerus a little above *teres major*, while the deeper and smaller portion is inserted immediatly behind it“, so ist doch dieses „embrace“ nicht so zu verstehen, daß der *Latissimus* nun um den *Teres* herumgewunden ist, wie wir es beim Menschen kennen, sondern er setzt „behind it“, d. h. thoraxabgewandt vom *Teres* an, während die obere Portion sogar proximal von ihm am Humerus inseriert.

Da die *Pectoralis*- und *Latissimus*-Muskulatur der folgenden Tiere nur in geringem Maße untereinander differiert, behandle ich sie gemeinsam.

Sus scrofa dom. — Hausschwein (Saar 1903, Zuckerkandl 1910, Martin 1923).

Capreolus capreolus — Reh (Reiser 1903).

Rangifer tarandus — Ren (Zuckerkandl 1910).

Cervus elaphus — Hirsch (Reiser 1903).

Antilope dorcas — Dorcasgazelle (Saar 1903, Zuckerkandl 1910).

Capra hircus — Hausziege (Saar 1903, Reiser 1903, Zuckerkandl 1910, Martin 1938).

Ovis aries — Hausschaf (Saar 1903, Reiser 1903, Zuckerkandl 1910, Martin 1938).

Bos taurus — Hausrind (Saar 1903, Martin 1938).

Equus caballus — Hauspferd (Zuckerkandl 1910, Martin 1914). (Abb. 4.)

Diese Tiere sind alle ausgesprochene Läufer, die nie klettern. Das „Klettern“ der Ziege (wie auch der Gemse) und evtl. des Schafes, besonders ihrer Wildformen, ist hierbei kein Klettern im eigentlichen Sinne, sondern ein Höhersteigen, das mit Springen verbunden ist. Es war mir nicht möglich, eingehende Präparationen dieser Tiere durchzuführen, doch konnte ich bei Schlachtungen an Schwein, Ziege und Rind die Richtigkeit der in der Literatur gefundenen Angaben nachprüfen.

Der *Pectoralis superficialis* ist durchweg zweischichtig, wobei die oberflächliche Schicht ziemlich schmal ist, sich vom cranialen Ende des Sternum (bei Gazelle und Schaf [Saar S. 166] sogar noch von einer dem Ursprung nach cranial verlängerten Raphe — vgl. Maulwurf, S. 174) bis zum Ansatz der 1. oder 2. Rippe sowie lateralwärts erstreckt und an der distalen Hälfte des Humerus, ja sogar noch am Unterarm ansetzt. Der tiefere Teil entspringt ebenfalls vom Sternum in Höhe des 1. und 2., bei Rind und Gazelle bis 5., beim Pferd bis 6. Rippenknorpelansatz und zieht ebenfalls lateral zur distalen Hälfte des Humerus, bei den meisten Tieren auf die Unterarmfascie übergehend. Der *Pectoralis profundus* zeigt verschieden breite Ursprungsverhältnisse; wegen seines Ansatzes wird er meist in zwei Teile unterschieden, einen Oberarmteil und einen Schulterteil. Der Gesamtursprung beider Teile liegt am Sternum, von dessen cranialen Ende angefangen (Pferd und Schwein), oder von der Gegend der 2. Rippe (Rind), der 4. Rippe (Gazelle, Reh und Hirsch) oder der 5. Rippe (Schaf und Ziege) bis zum caudalen Ende des *Processus ensiformis*, beim Pferd auch noch auf der Bauchfascie (Martin 1914, S. 174), sowie von den unteren Rippenknorpeln. Der Oberarmanteil, der den größten Teil des Muskels ausmacht, setzt am *Tuberculum minus* und *major* und an der Schultergelenkkapsel an. Der Schulteranteil, der von den cranialen Zügen des Muskels kommt und beim Rind sehr schwach ist, zieht cranial vom Bug- (= Schulter-) Gelenk an die *Scapula*, wo er an deren *Margo cranialis* und der Fascie des *M. supra spinam* inseriert. Ein Umschlag ist bei den Muskeln nicht vorhanden.

Der *Latissimus dorsi* entspringt beim Pferde (Martin 1914, S. 171) vom 3. oder 4. Thoracal- bis zum letzten Lendenwirbel, hat an den letzten Rippen (Pferd und Schwein 12. und 13., Rind 11. und 12., Schaf und Ziege 9. bis 11. Rippe) Ursprungszacken, läuft stark konvergierend, den Thorax umfassend, nach lateral-cranial und setzt mit verhältnismäßig schwacher Sehne gemeinsam mit jener des *Teres major* an der *Tuberositas cristae tuberculi minoris* (Martin 1914, Abb. 36, 37 und 169) an. Auch dieser Muskel weist keine Drehung um den *Teres major* auf, sondern bleibt an seiner lateralen Seite. Der *Latissimo-tricipitalis* geht breit von dem caudalen Rand des *Latiss.* in die Unterarmfascie.

h) Primates

Die Pectoralis- und Latissimus-Muskulatur der Primaten hat verschiedentlich eine eingehende Bearbeitung gefunden, wobei meist die Ursprungsgebiete vergleichend berücksichtigt und in systematischer und phylogenetischer Hinsicht ausgewertet wurden. Die Ansatzstellen und, was uns hier besonders interessiert, die Verlaufsverhältnisse dagegen sind fast immer unberücksichtigt oder unerwähnt geblieben, oder es findet sich der Hinweis, daß sie denen des Menschen entsprechen. Es ist damit jedoch nicht einwandfrei erwiesen, daß der Pectoralis major eine Tasche durch Einrollung bildet, oder daß der Latissimus dorsi sich um den Teres major herumschlägt und thorax-zugewandt zu ihm ansetzt. Auch aus den jeweils beigegebenen Abbildungen ist der Verlauf nicht immer mit Sicherheit zu entnehmen, da in der Strichführung des Fleischfaserverlaufs oft wenig Rücksicht auf richtige Darstellung genommen wurde, was man an den gleichfalls dort beigegebenen Zeichnungen der entsprechenden Muskeln des Menschen ansehen kann. Aus den wenigen einwandfreien Beschreibungen und Abbildungen jedoch ist zu erkennen, daß wahrscheinlich bei allen Primaten dieselben Verhältnisse herrschen, wie wir sie vom Menschen her kennen. Dabei gebührt der Arbeit von Zuckerkandl (1910) unbedingt der Vorrang, da es ihm bei seiner Behandlung der *Mm. pectorales* ja gerade auf diesen Verlauf und auf die dadurch eintretende Taschenbildung ankam. Auch sind die gewissenhaften und guten Zeichnungen Toblers (1902) aufschlußreich. Dagegen läßt die Behandlung der Latissimus-Muskulatur durch A. C. Schueck (1913) in Beziehung auf die Verlaufs- und Ansatzverhältnisse manches zu wünschen übrig, auch die zahlreichen beigegebenen Zeichnungen lassen nicht immer klar erkennen, wie sich der Muskel verhält. Leider war es mir nicht möglich, selbst ein Muskelpräparat von Primaten anzufertigen oder ein solches zur Nachuntersuchung zu erhalten.

Die Primaten klettern alle, zumeist sind sie Klammerkletterer (Panzer 1932) mit Ausnahme der Löwenäffchen (*Hapale*, *Mystax* und *Callimico*), die nach Panzer Krallenkletterer sind, und anderen, die außerdem schwingklettern (*Atelinae*, *Colobus*, *Pithecus*, *Nasalis*, *Hylobatidae*) sowie den *Anthropomorphae* (Menschenaffen), die hauptsächlich stammgreifklettern; *Simia* (Orang) und *Anthropopithecus* (Schimpanse) sind aber zudem Schwingkletterer. Auch die meist bodenlebenden Hundsaffen (*Paviane* etc.) sind vorzügliche Kletterer (Klammerkletterer), nicht nur in Felsen, sondern auch auf Bäumen, wie man sich im Zoo jederzeit überzeugen kann. Auf die wechselnden Ursprungsverhältnisse der Muskulatur gehe ich hier nicht ein, zumal sie gerade in verschiedenen Untersuchungen ausführliche Bearbeitung gefunden haben (Loth 1931, Ruge 1918 und 1922, Schueck 1913, Zuckerkandl 1910) und uns in diesem Zusammenhang nicht so sehr interessieren.

Lemur macaco und *L. catta*. Bei beiden ist nach Zuckerkandl der caudale Rand des *Pect. superfic.* verdickt und bildet eine eigene Sehne, die am Ansatz an der *Crista tub. maj.* sich von der Hauptmasse des *Pectoralis* löst und dahinter ansetzt, so daß eine Tasche entsteht,

deren hintere Wand bei *L. macaco* halb so hoch, bei *L. catta* gleich hoch ist wie die vordere. Der *Pect. prof.* inseriert bei beiden Arten an der Kapsel des Schultergelenks und am *Tuberculum majus*. Der *Latissimus* bedeckt bei *L. macaco* nach Schueck (1913) „zum großen Teil den *Teres major*, doch inseriert er am Oberarm vollständig getrennt von ihm“.

Chiromys madagascariensis — *Ay-Ay*. Bei ihm schlägt nach Zuckerkandl der caudale Rand des *Pectoralis superficialis* mit seinem lateralen Anteil nach hinten um und bildet dadurch eine Tasche, die nach proximal durch den direkt anschließenden *Pect. prof.* ergänzt wird.

Nycticebus tardigradus. Auch bei ihm ist nach Schueck die Sehne am Ansatz von der des *Teres major* gänzlich gesondert. Nach der beigegebenen Abbildung ist ein Umschlag sehr wahrscheinlich.

Hapale penicillata. Nach Zuckerkandl schlägt sich der caudale Rand des *Pect. superfic.* nach hinten um und begrenzt mit der vorderen Muskelplatte eine relativ breite Rinne.

Cebus apella. Nach Schueck konvergieren bei ihm die Fasern des *Latissimus* zur Achselhöhle, wo sich aus dem nunmehr runden Muskelbauch eine starke, platte Sehne entwickelt, die sich mit dem *Teres major* verbindet und mit ihm gemeinsam am Humerus inseriert. Ähnlich ist es bei *Cebus flavus*.

Ateles paniscus und *Ateles ator*. Bei beiden findet ebenfalls ein Umschlag des *Pectoralis superficialis* statt, dessen hintere umgeschlagene Partie mit dem weiter nach proximal ansetzenden *Pect. prof.* verwächst, so daß eine mit gleich hohen Wänden versehene Tasche besteht (Zuckerkandl). Bei *A. ater* ist nach Schueck „der *Latissimus* durch einige dünne Muskelbündel mit dem *Teres major* verbunden, doch nicht zu einer gemeinsamen Sehne; denn beide Muskeln inserieren am Humerus, voneinander getrennt. Die Sehne des *Teres major* liegt dorsal von der des *Latissimus*. Zwischen beiden wurde ein Schleimbeutel bemerkt“. Hier ist eindeutig der Umschlag des *Latissimus* um den *Teres* und sein ventral von diesem gelegener Ansatz beschrieben.

Macacus cynomolgus — Javaneraffe (Schueck), *Macacus rhesus* — Rhesusaffe (Zuckerkandl), *Macacus nemestrinus* — Laponderaffe oder Schweinsaffe (Zuckerkandl) und *Macacus maurus* — Mohrenaffe (Schueck). Bei allen bestehen dieselben Verhältnisse wie oben bei *Ateles* beschrieben. Der *Pectoralis superficialis* und *prof.* inserieren bei *M. rhesus* (Kurz 1918) gemeinsam an der Schultergelenkkapsel in der Gegend des *Tub. majus*. Vergleiche hierzu auch Toblers (1902) Abbildungen, auf denen der *Pectoralisumschlag* des *M. cynomolgus* (S. 472) und des *M. sylvanus* L. (= *Innus* Geoffr.) (S. 479 und 480) genau dargestellt ist.

Papio cynocephalus (*Cynocephalus babuin*) — Babuin. Ihn hat Michaelis (1903) einer eingehenden Untersuchung unterzogen und findet ebenfalls die für den Menschen typische Umrollung der Bündel des *M. pect. major* vor ihrem Ansatz. Dies ist auch für *Cynocephalus hamadryas* und *C. babuin* aus Tobler (1902, Abb. S. 467, 469 und 470) eindeutig zu ersehen. Die Lage des *Latissimusansatzes* zum *Teres* wird

nicht beschrieben. Dagegen beschreibt Schueck weitere Arten dieser Gattung (*Papio*, früher *Cynocephalus*): *C. hamadryas* L. — Mantelpavian, *C. babuin* L., *C. anubis* F. Cuv., bei welchen allen die Sehne des *Latissimus* mit der des *Teres* verschmilzt, nachdem der Muskel sich, wie aus den Abbildungen ersichtlich, um den *Teres* herumgeschlagen hat. Und Zuckerkandl findet beim *C. hamadryas*, daß „der caudale Rand der Sternalportion des *Pect. superficialis* sich von seiner Mitte nach hinten umschlägt. In der Nähe des Ansatzes an der *Crista tub. maj.* geht die hintere Taschenwand in eine Sehnenplatte über, die nur wenig schmaler als jene der vorderen Taschenwand ist“.

Cercopithecus sabaes — *Cercopithecus fuliginosus* (Zuckerkandl) und *Cercopithecus patas* (Schueck) — Meerkatzen. Bei den Pectorales fand Zuckerkandl, daß der caudale Rand des *Pect. superficialis* in seiner lateralen Hälfte nach hinten umschlägt, so daß die Taschenwände fast gleich hoch sind. Auch hier zeigen uns die trefflichen Zeichnungen in Tobler (1902, Abb. S. 475 u. 476) den *Pectoralis*-umschlag bei *C. petaurista* und *C. sabaes*. Dagegen scheint der *Latissimus* nach Schueck sich nur am caudalen (distalen) Rand des *Teres major* anzuheften und dort am Humerus zu inserieren, also keine völlige Umdrehung auszuführen. Allerdings hat Schueck gerade *C. patas* untersucht, der nach Weber (1927, S. 805) von den anderen Meerkatzen insofern biologisch abweicht, daß er eine schnellaufende Bodenform darstellt und anscheinend wenig klettert.

Hylobates leuciscus, *H. lar*, *H. hoolock* — Gibbons. Alle von Zuckerkandl und auch von Bischoff (1870) untersuchten Arten weisen in ihrem *Pectoralis superficialis* eine Umrollung des caudalen Randes in seinem lateralen Anteil auf. Eine ausgesprochene Taschenbildung kommt aber nicht zustande, da die umgeschlagene Partie des Muskels mit der ventral von ihr liegenden nicht umgeschlagenen Partie fest verwächst. Eine Verschieblichkeit beider „Taschenwände“ gegeneinander ist also ausgeschlossen. Bei *H. syndactylus* Desm. fand Schueck ebenfalls die Umrollung des *Latissimus* um den *Teres major*, mit dem er in einer gemeinsamen starken Endsehne am Humerus inseriert.

Simia satyrus — Orang-Utan. Eine *Portio clavicularis m. pectoralis* kann fehlen (Loth 1931, S. 102). Bischoff (1880), Michaelis (1903), Saar (1903) und Zuckerkandl (1910) fanden keine, dagegen konnte R. Fick (1895) eine solche mit sogar ziemlich ausgedehntem Ursprung von der *Extremitas sternalis claviculae* feststellen, welche weit distal an der *Crista tub. maj. hum.* breit ansetzte. Fick vermutet, daß Bischoff diese *Portio clavicularis* zum *Deltoides* gerechnet habe, während bei seinem Exemplar ein schmaler Streifen des Kehlsackes und der Gefäßverlauf eine deutliche Trennung vom *Deltoides* veranlaßte. Auf einer Abbildung, die Michaelis (1903, S. 213) gibt, sieht man aber, daß der *Deltoides* nur das laterale Drittel der *Clavicula* besetzt, also ein recht großer Abstand zwischen den Ursprüngen des *Deltoides* und der *Portio sternalis m. pectoralis* besteht. Michaelis findet ebenfalls eine *Pars clavicularis*, nur ist sie, wie bei Fick (1895,

S. 298), an das Sternum abgedrängt. Die Pars sternalis verhält sich wie beim Menschen. Saar beschreibt die Umdrehung um 180° , Fick sieht sogar „die typische Umrollung der Bündel vor ihrem Ansatz in ganz übertriebener Weise ausgeprägt“, während Zuckermandl das Fehlen einer Pectoralistasche feststellt, „denn es ist ihre hintere Wand nicht entwickelt“. Die Umdrehung der caudalen Bündel sowie auch der weit proximale Ansatz am Humerus der wohl abgesetzten Pars abdominalis ist aber vorhanden, nur sind die beiden Wände miteinander fest verwachsen. Der Umschlag erreicht distal die Grenze zwischen proximalem und mittlerem Drittel des Humerus (Saar, s. auch unsere Tab. 4, S. 215). Der Pect. minor inseriert an der Spitze oder an der Oberseite des Proc. coracoides scapulae.

Der Latissimus dorsi hat eine auffällig breite Ansatzsehne, die nach Fick (1895, S. 19) nicht nur den Ansatz des Teres major, sondern auch noch 1,5 cm des Subscapularisansatzes zudeckt. Ein cranial entspringender kleiner Teil des Muskels geht nach Schueck (1913, S. 279), Hepburn (1892, S. 152) und Primrose (zit. nach Schueck) isoliert zur Sehne des Teres major, nach Eisler (1912, S. 365) dorsal von diesem, während der übrige Hauptteil sich erst knapp vor der Insertion mit dem Teres major (nach Eisler ventral von ihm) verbindet.

Gorilla — Gorilla. Hauptsächlich Bodentier, das Bäume nur der Nahrung und Sicherheit wegen besteigt, was alte Männchen kaum mehr tun (Weber 1927, S. 823). Die Pectoralismuskulatur finden Bischoff (1870, 1880), Pira (1913) und Sommer (1903) „ganz wie beim Menschen“. Die Ansatzsehne bildet eine tiefe Tasche und breite Wandhöhe von 5,5 cm (Pira), die mit lockerem, fetthaltigem Bindegewebe gefüllt ist (Sommer); auch Tobler (1902, Abb. S. 482, 484) zeichnet in seinen Abbildungen den Pectoralis superficialis stark eingerollt, sogar der Pectoralis IV weist eine Umdrehung von 180° auf. Zuckermandl (1910) dagegen findet nirgends eine Einrollung am Pect. major, zufolge dessen auch eine Pectoralistasche fehlt. Dagegen wies auch der von A. Kleinschmidt (1951) präparierte Gorilla Bobby des Berliner Zoo (laut mündlicher Mitteilung) den Umschlag mit Taschenbildung auf. Der Pect. minor inseriert entweder wie beim Menschen am Proc. coracoides oder aber an der Bicepssehne; ebenso kann die Portio abdominalis an der Bicepssehne inserieren (Pira, Zuckermandl). Der Latissimus dorsi umgreift nach Pira und Sommer den Teres major und setzt ventral von ihm, „ventralwärts bedeckt vom M. coracobrachialis (Pira) an. Die Breite der Ansatzsehne mißt Pira mit 3,5 cm, Sommer mit 4 cm (menschliche Latissimussehnen schwanken in ihrer Ansatzlänge nach meinen Messungen zwischen 3 und 8 cm am Humerus; die Breite selbst, senkrecht zur Faserrichtung, ist geringer.)

Anthropopithecus (Pan) — Schimpanse. Er besitzt eine Portio claviculæ m. pectoralis, die Portio sternocostoabdominalis schlägt sich in ihrer lateralen Hälfte nach hinten um und bildet am Ansatz, der Crista tub. maj. hum., eine Tasche (Michaelis 1903, Zuckermandl 1910, H. Virchow 1914); der Pect. minor setzt am Proc. coracoides an. Ebenso findet ein Umschlag des Latissimus

dorsi um den Teres major statt (Michaelis 1903, Schueck 1903, Abb. S. 282 und Champneys 1872).

Homo sapiens — Mensch. Der Verlauf von *Pectoralis* und *Latissimus* ist vom Menschen gut bekannt und in Lehr- und Handbüchern genau beschrieben. Die *Pars sternocostalis* des *Pectoralis major* unterwindet die *Pars claviculæ* derart, daß jeweils die caudalwärts entspringenden Faserbündel während ihres Verlaufes hinter die cranial von ihnen entspringenden treten und an der *Crista tuberculi majoris* proximal von den vorhergehenden inserieren (vgl. Abb. 3). Oftmals inseriert die *Pars abdominalis* nicht an der *Crista* oder dem *Tuberculum majus* selbst, sondern an einem Sehnenstreifen, der das *Tuberculum majus* bzw. seine *Crista* mit dem *Processus coracoides* verbindet, also über die Schultergelenkkapsel hinwegzieht; die *Pars abdominalis* kann sogar am *Proc. coracoides* selbst ansetzen (Eisler 1923, und eigene Befunde an Präpariersaalmaterial). Neuerdings hat Ashley (1953) den menschlichen *Pectoralis major* noch genauer aufgegliedert und konnte feststellen, daß nur eine oberflächlich gelegene Schicht (etwa *Pars sternalis*) sich wie allgemein beschrieben umschlägt, die tieferen Schichten (etwa *Partes costales*) sich dagegen in 4 Partien nur unterschichten, ohne selbst umzuschlagen. — Der *Latissimus dorsi* hat einen klaren eindeutigen Verlauf, er umwindet den *M. teres major* von hinten kommend so, daß er auf seiner thorax-zugewandten Seite mit meist eigener Sehne an der *Crista tub. minoris* inseriert (vgl. Abb. 3).

II. Zusammenstellung der verschiedenen Tierarten mit gleicher Verlaufsform der *Pectoralis*- und *Latissimus*-Muskulatur

Betrachtet man die Verlaufsformen der Rumpf-Oberarm-Muskulatur von den verschiedensten Tieren in der Reihenfolge des sog. natürlichen Systems (s. Kap. I), so finden wir innerhalb der einzelnen Ordnungen, wie schon Zuckerkandl feststellte, oftmals verschiedene Ausbildungsmöglichkeiten der besprochenen Muskeln. Wenn wir jedoch die Arten nach ihrer Fortbewegungsweise gruppieren, so werden Zusammenhänge zwischen Muskelverlauf und Bewegungsweise sichtbar (Tab. 1). Zunächst lassen sich aus den verschiedenen Verlaufsformen folgende Typen herausstellen.

A. Ein caudaler Muskelzug der *Pectoralis*-Gruppe ist lateral eingeschlagen und inseriert weiter proximal am Humerus als die mehr cranial entspringenden Muskelzüge. Dadurch entsteht eine *Pectoralistasche*. Zugleich ist der *M. latissimus dorsi* an seinem Ansatz um 180° gedreht und inseriert am Humerus auf der thorax-zugewandten Seite des *M. teres major*. Diesen Typ finden wir außer beim Menschen (s. S. 196) bei sämtlichen Primaten (S. 192 ff.).

Tabelle 1

Zusammenstellung der aufgeführten Arten nach ihrer Fortbewegungsweise, mit Angaben ihres Pectoralis- und Latissimusverlaufes

(Umschlag der betr. Muskeln ist mit + gekennzeichnet, Nichtumschlag mit —)

Bewegungsart (vgl. S. 170)	Art (Gattung)	Pectoralis	Latissimus
Bipedaler Gang	Homo S. 196	+	+
Stemmgreifklettern	Gorilla S. 195	+	+
dasselbe mit Schwingklettern (u. Hangeln)	Simia S. 194	+	+
	Anthropopithecus S. 195	+	+
Schwingklettern und Hangeln	Hylobates S. 194	+	+
	Ateles S. 193	+	+
Klammerklettern	Cercopithecus S. 194	+	+
	Papio S. 193	+	+
	Macacus S. 193	+	+
	Cebus S. 193	+	+
	Hapale S. 193	+	+
	Nycticebus S. 193	+	+
	Chiromys S. 193	+	+
	Lemur 192	+	+
Haft- und Krallenklettern	Sciurus S. 177	+	+
	Glis S. 179	+	+
Haft-, Krallenklettern u. zugleich Springen	Apodemus silv. S. 182	—	+ (—)
Krallenklettern und Laufen	Mus musc. S. 182	—	+ (—)
	Martes foina S. 188	— (+)	—
	Martes martes S. 189	— (+)	—
	Manis S. 175	—	
	Trichosurus S. 172	+	
	Onychogale S. 172	(—?)	
	Dasyurus S. 171	+	
	Didelphys S. 171	—	
	Sarcophilus ¹ S. 171	+ —	
Hängezangenklettern	Choloepus S. 175	+	
	Bradypus S. 175	+	+
Zangenklettern mit Scharrgraben	Cyclothurus S. 176	+	+
Graben	Chlamyphorus S. 176	—	+
	Talpa S. 174	—	—

¹ Fortbewegungsart nicht genau bekannt, wahrscheinlich Krallenklettern.

Bewegungsart (vgl. S. 170)	Art (Gattung)	Pecto- ralis	Latis- simus
Laufen	Gymnura S. 174		+
	Crocidura S. 173	—	+ —
	Lepus S. 176	—	—
	Oryctolagus S. 176	—	—
	Microtus S. 181	—	—
	Cavia S. 183	—	—
	Felis leo S. 184	—	—
	Felis domestica ¹ S. 184	—	—
	Canis famil. S. 186	—	—
	Canis vulpes S. 187	—	—
	Elephas S. 190	—	—
	Sus S. 190	—	—
	Capreolus S. 190	—	—
	Rangifer S. 190	—	—
	Cervus S. 190	—	—
	Antilope S. 190	—	—
	Capra S. 190	—	—
	Ovis S. 191	—	—
	Bos S. 191	—	—
	Equus S. 191	—	—
Laufen und Stemm- klettern	Erinaceus S. 172	+	+
	Ursus S. 187	+	
Springen	Macropus S. 172	+	
	Pedetes S. 179		+
	Dipodidae S. 181		+
Fliegen	Myotis S. 175	+	+

ob sie nun Stemmgreif-, Hangel- oder Klammerkletterer sind oder eine Mischung dieser Kletterarten ausüben, ebenso bei den hängenzangenkletternden Faultieren (Choloepus, Bradypus S. 175) und dem mehr scharrenden aber auch gut kletternden Zwergameisenbär (Cyclothurus S. 176), weiter bei dem krallen- und haftkletternden Siebenschläfer (Glis S. 179) und Eichhörnchen (Sciurus S. 177), sowie beim Beutelmarder (Dasyurus S. 171), einem sekundären Krallenkletterer. Von anderen Krallenkletterern (Fuchskusu = Trichosurus S. 172) und dem laufenden und stammkletternden Bären (Ursus S. 187) fehlen die Angaben über den Verlauf des Lattissimus, der Pectoralis ist umgeschlagen. Ebenfalls weisen die Fledermäuse (Myotis S. 175) diese Verlaufsform beider Muskeln auf. Es sind also Tiere, die in ihrer Fortbewegungsweise eine gute

¹ In der Not Krallenklettern.

Abduktion der Arme nach lateral aufweisen. Außerdem findet man bei dem nach Weber durchaus terrester (am Boden) lebenden *Gymnura* (S. 174) Umschlag des *Latissimus* (die nächsten Verwandten sind aber Buschkletterer).

B. Die Einzelzüge der *Pectoralis*gruppe sind untereinander geschichtet, wobei keiner eingerollt oder umgewendet wird, der *M. latissimus dorsi* ist ebenfalls nicht gedreht, er inseriert am Humerus auf der thorax-abgewandten Seite des *M. teres major*. Diesen Typ weisen fast sämtliche reinen Läufer auf. Bei den ausgesprochenen Läufern, den Ungulaten (s. S. 190), wie auch beim Löwen (*Felis leo* S. 184) erstreckt sich der nach lateral ziehende *Pectoralis superficialis* sogar auf die Unterarmfascie. Die laufende und grabende Gürtelmaus (*Clamydophorus* S. 176) weist allerdings keine *Latissimus*insertion auf der thorax-abgewandten Seite des *Teres major* auf. Außerdem gehören hierher noch die Gräber, deren Rumpfoberarmmuskeln sich bis auf den Unterarm erstrecken, so der Maulwurf (*Talpa* S. 174), Beutelmull und die Termitenhaufigräber (Böker 1935, S. 172).

C. Mischung beider Möglichkeiten (A und B) finden wir bei den sekundär krallenkletternden und in Galoppsprüngen am Boden und auf Ästen laufenden Mardern (*Martes foina* und *M. martes* S. 188 ff. Der *Pectoralis* ist z. T. gedreht, der *Latissimus* nicht), bei der krallenkletternden aber hauptsächlich laufenden Hausmaus (*Mus musculus* S. 182, *Pect.* nicht, *Lat.* in einigen Fällen eingerollt) und bei der „Alleskönnerin“ Waldmaus (*Apodemus silv.* S. 182, wie vorige). Beide Mäuse, sowie der Marder kommen von rein laufenden Formen her, was man auch an den Rumpfgliedmaßenproportionen erkennen kann (vgl. Böker 1935).

D. Übergänge können wir besonders am *Latissimus* feststellen, der eingerollte *Latissimus* inseriert auf der thorax-zugewandten Seite des *Teres major*, der nicht eingerollte auf dessen thorax-abgewandter Seite. Bei 2 Hausmäusen (*Mus musculus* S. 182), einer Feldmaus (*Microtus arvalis* S. 181) und dem Fuchs (*Canis vulpes* S. 187 und Abb. 2) konnte ich den Ansatz des *Latissimus* am distalen Ende des *Teresansatzes* feststellen. Diese Tierarten zeigen keinerlei Einrollung der *Pectoralmuskulatur*. Auch bei der schnelllaufenden, bodenbewohnenden Meerkatze *Cercopithecus patas* (S. 184) setzt der *Latissimus dorsi* nach Schueck (1913) distal vom *Teres Major* am Humerus an.

Nur sehr geringe Einrollung der *Pectoralismuskulatur* zeigt

das Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*, S. 177 und Abb. 1), und auch die des Siebenschläfers (*Glis glis* S. 179) ist nicht erheblich zu nennen. Bei einem Steinmarder (*Martes foina* S. 189) konnte ich sogar auf der rechten Seite eine geringe Einrollung des *Pectoralis* finden, die auf der linken Seite völlig fehlte. Zwei Exemplare der Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon* S. 173) zeigen andererseits sonst völlig unbekannte Verlaufsformen der *Latissimus*-Muskulatur. Bei der einen setzt der *M. latissimus* auf der thorax-abgewandten Seite des *M. teres* an, diesen jedoch nur unterschichtend und ohne ihn zu umarmen, bei der anderen inseriert der *Latissimus* in ähnlicher Figur wie der *Pectoralis* des Menschen, in dem sich seine caudal entspringenden Fasern mit den cranial davon liegenden nach innen einschlagen. In dieser Form setzt er ebenfalls auf der thorax-zugewandten Seite des *M. teres* am Humerus an.

III. Welche Bedeutung haben die verschiedenen Verlaufsformen der Rumpf-Oberarm-Muskulatur?

Für die reinen Läufer, bei denen keinerlei Drehung der *Pectoralis*- und *Latissimus*-Muskulatur stattfindet, seien als Beispiel Pferd und Hund angeführt, deren Muskelwirkung Martin (1914) für das Pferd und Ellenberger-Baum (1891) für den Hund ausführlich beschreiben.

Die genannten Muskeln bewirken hauptsächlich die Rückführung der Vorderextremität bei gleichzeitiger Streckung in Ellbogen- und Schultergelenk. Zudem wird die Vorderextremität an den Rumpf gepreßt und der Rumpf dadurch in der Schultergürtelaufhängung gehalten. Bei maximalen Exkursionen des Humerus, wobei die Scapula Mitbewegungen ausführt, wird die verschiebbliche Rumpfhaut nach cranial und caudal mitbewegt. Jedoch sind diese Maximaalexkursionen des Humerus bei weitem nicht so ausgiebig möglich (Schäme 1951) wie bei den Tieren mit von der Rumpfhülle befreitem Oberarm (Primates, insbesondere Hänger und Schwingkletterer, auch Hängezangenkletterer). Eine Abduktion des Humerus vom Thorax ist durch den Verlauf und die Kürze des *Pectoralis superficialis* nur in bescheidenstem Umfange möglich. Diese wird auch normalerweise nur beim Aufnehmen der Nahrung vom Boden durchgeführt, wie wir es besonders bei den noch relativ langbeinigen Pferdefohlen und der Giraffe sehen. Hervorzuheben ist, daß das Schulter-

gelenk des Pferdes (nach Martin 1914) dem Skelett nach zwar ein Kugelgelenk ist, das aber durch Muskel- und Sehnenzüge funktionell zum Walzengelenk eingeschränkt wird.

Bei den Läufern steckt der relativ kurze Humerus in der Rumpfbedeckung bis nahezu an das Ellbogengelenk, wobei er in einer Ebene mit der Scapula dem seitlich abgeplatteten Thorax anliegt (s. Abb. 4). Dadurch erst wird es möglich, daß die Pectoralmuskulatur breit am Oberarm bis zum Ellbogen herab ansetzt, z. T. sogar noch auf den Unterarm übergreifend. Diese Tiere zeichnen sich auch durch Fehlen der Clavicula aus. Denn eine „Rudimentierung der Clavicula bedeutet meist Verzicht auf Greif- oder Grabfunktion der vorderen Extremität, die zur Tragsäule geworden ist“ (Krieg 1948, S. 439).

Bei den Gräbern (Maulwurf, Beutelmull) mit ihrem stark befestigten Schultergürtel (Böker 1935, S. 104) ist der Oberarm, ja größtenteils noch der Unterarm in die Rumpfumhüllung einbezogen (Böker 1935, S. 176), so daß nur noch die zu Grab-schaufeln umgebildeten Hände neben dem Kopf hervorragen, und beide Rumpfoberarmmuskeln (Pect., Lat.) setzen weit distal am Oberarm bis auf das Olecranon übergehend an. Beide Muskeln sind besonders stark ausgebildet und bewirken eine caudalwärts gerichtete Bewegung der Vorderextremität, wie sie zum Graben (nach Böker Schwimmgraben) erforderlich ist.

Für die Arten mit Umschlag beider Muskeln sei als Beispiel der Mensch genannt, dessen Muskelfunktionen am eingehendsten in den Lehrbüchern der Anatomie des Menschen dargelegt sind. Hier haben beide Rumpfoberarmmuskeln nicht allein eine rückführende Wirkung des nach ventral und cranial geführten Armes, sondern sie adduzieren außerdem den Arm aus jeder Stellung an den Thorax. Zugleich aber drehen beide den Humerus einwärts wegen ihres lateral (Pect. major) bzw. ventral (Lat.) gelegenen Ansatzes. Diese Einwärtsrotation ist günstig, um die Hand beim Festhalten eines Gegenstandes, so beim Klettern auch der Klammer- und Greifkletterer, während der Adduktion und Rückführung des Armes fester auf die Unterlage anzudrücken.

Über die Einzelfunktionen der auch bei den Fledermäusen umgeschlagenen Pectoralis- und Latissimusmuskulatur liegen noch keine näheren Untersuchungen vor. Sicher ist aber, daß ihre Hauptarbeit im Abwärtsschlagen (Ventraladduktion) der zu Flugorganen umgebildeten Vorderextremitäten besteht.

IV. Ist die Selbstregulation der Muskelfaserlänge nach A. Fick die Ursache der Einrollung beider Muskeln beim Menschen und zahlreichen Tieren?

R. Fick (1895, S. 15 f.) bezeichnet als Ursache der Einrollung des *M. pectoralis* die Selbstregulation der Muskelfaserlänge nach A. Fick (1860, S. 253). Hierbei wird auf Grund der Untersuchungen von E. Weber (1851) gesagt: Die Sehnen- und Muskel-länge stelle sich so ein, bis schließlich das Verhältnis 2 : 1 zwischen der größten Dehnungs- und der kleinsten Kontraktionslänge erreicht sei. Allerdings ist hierbei zu berücksichtigen, daß „die größte meßbare Dehnung und die größte meßbare Verkürzung bei mehrgelenkigen Muskeln im Leben sehr selten vorkommen“ (Fick 1860, S. 255).

Um nun zu untersuchen, ob die größtmögliche Verkürzung bei beiden hier behandelten Muskeln tatsächlich etwa der halben Länge ihrer größtmöglichen Dehnung entspricht, habe ich entsprechende Messungen am Lebenden vorgenommen.

Zu den Untersuchungen wurden deshalb Lebende herangezogen, da an der muskelpräparierten Leiche, am Bänderpräparat oder Skelett die individuellen Gelenkausschläge nicht mehr feststellbar sind. Allerdings kommen am Lebenden nur die oberflächlichen Faserzüge der Muskulatur zur Messung, doch sind die Längenunterschiede dieser Züge zu den darunter befindlichen nicht erheblich, es handelt sich dabei um etwa einen oder höchstens wenige Zentimeter, die bei der Gesamtlänge der Faserzüge für das Ergebnis kaum eine Rolle spielen.

Die Meßpunkte der Ursprünge (Abb. 3) sind meist gut durch die Haut sicht- und tastbar, die der Ansätze in der Achselhöhle sind zwar etwas schwieriger, aber — in Analogie der Präparationsbefunde — doch einigermaßen sicher bestimmbar.

Zur Bestimmung der Kontraktionslänge wurden die beiden Meßpunkte bei Innenrotation aktiv möglichst genähert, während zur Feststellung der passiv stärksten Dehnung die Meßstrecke bei Außenrotation über den Gelenkdrehpunkt des Oberarmkopfes verlief.

Da die Ergebnisse verschiedener Messungen sich ziemlich gleich verhalten, sei im folgenden nur ein Beispiel angeführt (Tab. 2).

Wir ersehen aus den gefundenen Ergebnissen, daß mit kleinen Abweichungen die Verhältnisse dem geforderten 2 : 1 entsprechen. Die Abweichungen sind beim *M. latissimus* größer als beim *M. pectoralis* (vgl. S. 207).

Um nun zu erkennen, ob die Selbstregulation der Muskelfaserlängen für die Einrollung der besprochenen Muskeln von ursächlicher Bedeutung ist, versuche ich im folgenden zu zeigen, inwieweit diese Annahme zutrifft, und ob nicht das Dehnungs-Kontraktionsverhältnis 2:1 auch gewährleistet ist, wenn die

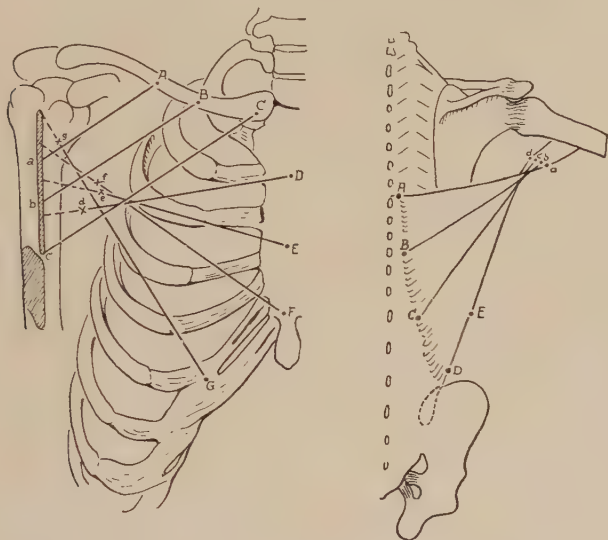


Abb. 3. Meßpunkte zur Tabelle 2 und 3 für die Pectoralis- und Latissimusmuskulatur des Menschen
Linkes Bild: *M. pectoralis*: Pars claviculæ: A lateraler, C medialer Ursprung von der Clavicula, B Mitte zwischen A und C. Pars sternocostalis: D Ursprung vom Angulus sterni, F vom caudalen Ende des Sternum, E Mitte zwischen D und F. Pars abdominalis: G ihr Ursprung von der Rectusscheide. a—g Übergänge der Fleischfasern in ihre Ansatzsehnen. (Sehnige Anteile sind gestrichelt wiedergegeben.) Unter der Ansatzlinie des *M. pectoralis major* an der Crista tuberculi majoris ist die Ansatzfläche des *M. deltoideus* (nach Spalteholz, Handatlas) eingetragen.

Rechtes Bild: *M. latissimus dorsi*: A—D Beginn des Muskelfleisches an der Ursprungssehne in 4 Meßpunkten mit gleichen Abständen. E Ursprung der untersten Rippenzacke. a—d Übergänge der Fleischfasern in ihre Ansatzsehnen

Muskulatur nicht wie beim tatsächlichen Verlauf eingerollt, sondern eine Unterschichtung des *Pect. profundus* unter den *Pect. superficialis* vorhanden wäre, wie wir sie bei den Tieren kennen, die keine Pectoraleinrollung aufweisen. Man vergleiche hierzu unsere Abb. 1, die die Unterschichtungen des tiefen Pectoralsteiles (c) und der beiden oberflächlichen Pectoralsteile (b und a) deutlich erkennen läßt, wobei alle drei Teile zwar von verschiedenen Höhen und in verschiedener Ausdehnung vom Brustbein entspringen, aber in gleicher Ausdehnung an dem Humerus inserieren.

Tabelle 2

Messung der Pectoralis- und Latissimus-Fleischfaserlängen bei einem erwachsenen muskelkräftigen Mann (38 Jahre, 176 cm Gesamtgröße) jeweils in größter Dehnungs- und kürzester Kontraktionsstellung
Meßpunkte s. Abb. 3, Längen in cm

	M. pectoralis major			M. latissimus dorsi	
	Dehnung	Kontraktion		Dehnung	Kontraktion
A—a	15,5	8,0	A—a	33,0	16,5
B—b	20,0	10,5	B—b	37,7	21,0
C—c	26,0	12,5 ¹	C—c	45,5	25,0
D—d	23,0	12,5	D—d	46,0	21,0
E—e	25,5	12,5	E—d	33,0	18,0
F—f	28,0	15,5			
G—g	27,0	13,5			

Übertragen auf den Menschen wäre dann dieser allerdings für ihn hypothetische Muskelverlauf folgender: Die Pars clavicularis (Abb. 3, A—a, B—b und C—c), sowie die Pars abdominalis (G—g) bleiben als oberflächlichste und tiefste Schicht gleich in Ursprung, Verlauf und Ansatz wie beim tatsächlichen Befund. Lediglich die aus dem Pectoralis profundus hervorgegangene Pars sternocostalis (vgl. S. 167 und Abb. 1) wäre nicht mehr unter die Pars clavicularis mit einer Umdrehung im Verlauf untergeschlagen zu denken, sondern verliefte als mittlere Schicht ungedreht zur Crista tuberculi majoris. In diesem Falle zögen also die Faserbündel, die vom Angulus sterni (Abb. 3, D) entspringen, nicht an das distale Ende der Crista tub. maj. (d), sondern an deren proximales Ende (etwa f oder a); die vom caudalen Ende des Corpus sterni (F) entspringenden Bündel ziehen statt zum proximalen Ende der Crista (f) zu deren distalem Ende (etwa d oder c). Nur die von der Sternummitte entspringenden Bündel (etwa E) blieben in ihrer ursprünglichen Lage.

¹ Die Strecken B—b und C—c des Pectoralis werden durch die Fascia axillaris bei stärkster Heranführung des Oberarms an das Brustbein etwas eingedellt, wie auch die Strecke A—a des Pectoralis durch stärkstes Hochheben etwas eingedellt wird (vgl. Elze 1937, S. 589). Es wurde deswegen besonders bei C—c die Biegung des Muskels um die Achselfalte mitzumessen versucht, eine direkte Verbindungslinie beider Punkte hatte nur eine Länge von 9 cm, sie verlief aber in ihrer Mittelstrecke außerhalb des Körpers.

Unter der Annahme eines solchen unterschichtenden, nicht umgeschlagenen Verlaufes der Pars sternocostalis habe ich die minimalen und maximalen Entfernungen der Ursprungs- und Ansatzpunkte bei den bereits oben erwähnten menschlichen Individuen gemessen. Bei solchen Messungen eines nicht vorhandenen, sondern nur angenommenen Verlaufes kann man natürlich die Übergänge der Muskulatur in die Sehne nicht tasten, sondern muß deren Lage rein theoretisch annehmen. Deswegen nahm ich die Muskelsehnenübergänge in derselben Entfernung vom Humerus an, wie sie beim tatsächlich vorhandenen Verlauf des menschlichen Muskels in der Achselhöhle zu tasten sind, und wo sie sich auch bei den Tieren mit nicht eingerolltem Verlauf entsprechend befinden. Die Messungen erfolgten wieder in größter passiver Dehnungsstellung und kürzester aktiver Kontraktionsstellung zwischen den einzelnen Meßpunktpaaren. Die Ergebnisse am Beispiel eines Individuums (desselben wie in Tab. 2) zeigt Tab. 3.

Die Verhältnisse der Pars clavicularis und Pars abdominalis blieben natürlich unverändert. Ebenso blieb das Längenverhält-

Tabelle 3

Ergebnisse der Messungen an demselben Individuum wie in Tabelle 2 unter der im Text beschriebenen Annahme einer Unterschichtung des M. pectoralis und eines thorax-abgewandten Ansatzes des M. latissimus.

Meßpunkte s. Abb. 3, Längen in cm

	M. pectoralis major			M. latissimus dorsi	
	Dehnung	Kontraktion		Dehnung	Kontraktion
A—a	15,5	8,5	A—d	28,0	15,5
B—b	20,0	10,5	B—c	37,0	18,5
C—c	26,0	12,5 ¹	C—b	42,5	21,5
D—a	21,0	13,0	D—a	47,0	22,5
E—b	25,5	12,5	E—a	31,5	16,5
F—c	35,0	13,0 ²			
G—g	27,0	13,5			

¹ Vgl. Anm. 1 bei Tabelle 2.

² Bei maximaler Kontraktion beträgt die direkte Entfernung zwischen den beiden Punkten F und c (abzüglich der Sehnenlänge) 13 cm; mißt man jedoch den Muskelverlauf in einem Bogen um die vordere Achselfalte, so erhält man eine Länge von 18 cm; dadurch ergibt sich dann zwar das Verhältnis 2 : 1, jedoch bekommt der Muskelteil eine andere Wirkungsrichtung.

nis der von der Sternummitte entspringenden Faserzüge normal, da sie, wie schon erwähnt, bei der annahmsweisen Aufdrehung des eingerollten Muskels am Orte bleiben.

Je weiter wir uns aber von der Sternummitte nach cranial oder caudal begeben, desto weiter entfernt sich das Dehnungskontraktionsverhältnis der dort entspringenden Faserzüge von 2:1. Wir erhalten bei D—a ein Verhältnis von 21:13 cm, bei F—c sogar 35:13 cm. Sollte nun hier die Selbstregulation der Muskelfasern angreifen, um den Kontraktionsweg von in einem Falle 8, im anderen Falle 22 cm auszugleichen, so müßten im ersten Falle D—a (21:13 cm) 5 cm der Muskulatur in Sehne umgewandelt werden und wir erhalten das Verhältnis 16:8 cm. Im zweiten Falle dagegen F—c (35:13 cm) beansprucht der Kontraktionsweg von 22 cm eine Muskulatur, die in gedehntem Zustand das doppelte, nämlich 44 cm lang ist. Eine solche Exkursion ist aber in den menschlichen Schultergürtelgelenken gar nicht ausführbar; würde die Muskelfaser aber trotzdem so lange, so könnte sie den Punkt c des Humerus nur auf 22 (mit Sehne allerdings 25) statt 13 (mit Sehne 16) cm dem caudalen Sternalrand nähern; ebenso kann sich ein 35 cm langer Muskelzug nur auf 18 cm kontrahieren, statt auf die gemessene Entfernung von 13 cm. Berechnen wir aber aus der Kontraktionsentfernung 13 cm eine Abduktionsgröße von 26 cm (mit Sehne ca. 29 cm), so ist die Abduktion des Armes behindert oder aber tritt bei weiterer Abduktion eine Zerrung der Muskulatur auf. Auch Hoepke (1949, S. 70) erwähnt, daß bei Pectoralis major und Latissimus durch die spiralige Drehung ihres Ansatzes eine Muskelzerrung vermieden wird.

Es gibt jedoch noch zwei weitere Ausgleichsmöglichkeiten. Die erste ist eine Verlängerung des (gedehnten) Muskels auf 44 cm, indem er seinen Ursprung verschiebt und also vom caudalen Sternumende weiter nach caudal oder auf die Gegenseite des Rumpfes wandert, oder beides zugleich. Verlegung des Ursprunges nach caudal findet keinen knöchernen Ursprung mehr, Verlegung auf die andere Seite würde eine erhebliche Durchflechtung der Ursprungsteile zur Folge haben (eine geringe Durchflechtung besteht allerdings in einzelnen Fällen), wodurch sich dann die einzelnen Faserbündel zu stark in ihrem Bewegungsausmaß behindern würden. Darum kennen wir auch kaum Durchflechtungen von bilateral gelegenen Muskeln. Es wäre — wenn man von einzelnen mimischen Muskeln absieht — in dieser Beziehung nur

die ab und zu vorkommende Überkreuzung des vorderen Bauches des *M. biventer mandibulae* zu nennen. Die zweite Ausgleichsmöglichkeit wäre eine Verlagerung des Ansatzes am Humerus nach proximal, wie wir sie bei dem *Pectoralis* tatsächlich vorfinden. Diese Verlagerung hat überdies den Vorteil, daß die Länge der kontrahierten Fasern nicht so viel zunehmen muß, da gleichzeitig die Länge der gedehnten Fasern abnimmt. Es ist nämlich der Exkursionsweg des weiter proximal liegenden Ansatzpunktes am Humerus nicht so groß wie der eines distal von ihm liegenden Punktes. Das ungünstige Verhältnis 35:13 cm gleicht sich also nicht nach einem der beiden Extremwerte aus, sondern nach der Mitte zu, und die Werte $F-f$ sind in Wirklichkeit bei diesem Individuum 28:15,5 cm (vgl. Tab. 2).

Hierbei spielt die neuere Aufgliederung des Muskelverlaufes durch Ashley (1952, vgl. unsere S. 196) keine wesentliche Rolle. Wenn sich hiernach auch die tieferen Schichten der *Pars sternocostalis* gruppenweise und ohne Einrollung unterlagern, so zieht doch der Ansatz der von caudal entspringenden Schicht (nach Ashleys Abbildungen) mehr nach proximal an den Humerus als die Ansätze der vorhergehenden Schichten. Gerade die tiefste Schicht geht an die hintere Lamelle der taschenförmigen, sich weit nach proximal erstreckenden Ansatzsehne.

Dieselbe Fragestellung bezüglich des Dehnungs-Kontraktionsverhältnisses kann auch beim *M. latissimus dorsi* gestellt werden. Es ist also zu untersuchen, wie dieses Verhältnis ausfiele, wenn beim Menschen der Muskel, statt sich um den *M. teres major* zu winden und auf dessen thorax-zugewandter Seite zu inserieren, auf der thorax-abgewandten Seite des *Teres* bliebe und dort inserierte. Diesen Verlauf finden wir ja bei Tieren, deren *Latissimus* ohne Umwindung ansetzt. Die Messungen der kürzesten und weitesten Entfernungen bei einem derart angenommenen Verlauf am Menschen (s. Tab. 3) bringen uns keine Ergebnisse, die denen des *M. pectoralis* gleichwertig wären, was mit dem relativ schmalen Ansatz des Muskels zusammenhängen dürfte. Schon die Entfernungen des normalen Verlaufes (Tab. 2, S. 204) zeigen hier nicht ein klares Verhältnis 2:1 und es scheint dieses Verhältnis fast eher gewahrt zu sein bei der Messung mit angenommenem anderem Ansatz. Bei wiederholten Messungen an demselben wie an weiteren Individuen erhielt ich jeweils mit nur geringen Differenzen dieselben Ergebnisse. Trotz dieser Dis-

krepanz beim Latissimus möchte ich der Ansicht R. Ficks (wie auch Hoepkes) beistimmen, daß die Selbstregulation der Muskelfaserlänge eine Ursache der Einrollung der Rumpf-Oberarm-Muskulatur ist zur Erhaltung der Bewegungsexkursionen des Oberarmes gegenüber dem Rumpfe. Allerdings zugleich unter der Voraussetzung, daß sich nicht nur Muskel- und Sehnenlänge untereinander ausgleichen, sondern daß in diesem Falle auch die Anheftungsstellen zur Verlängerung der Muskelfaserlängen verschoben werden.

V. Vergleichend-anatomische Beziehungen der schultergelenknahen Achselfalten zur Einrollung von Pectoralis und Latissimus

Nicht allein die Selbstregulation der Muskelfaserlänge ist aber die Ursache der Einrollung unserer beiden Muskeln, auch die Ausdehnung der Achselfalten scheint eine wesentliche Rolle dabei zu spielen. Zu einer Abspreizung (Abduktion) der Oberextremität vom Rumpfe, wie sie zu verschiedenen Bewegungsarten, z. B. Klammerklettern, Hangeln (auch Hängezangenklettern), Schwingen und Stemmgreifklettern benötigt wird, ist der Oberarm von der Rumpfumhüllung weitgehend befreit. Dazu ist es auch erforderlich, daß die beiden vom Rumpf zum Humerus ziehenden Muskeln möglichst weit proximal an diesem ansetzen. Denn durch beide Muskeln werden jeweils die ventrale und dorsale Achselfalte und die von beiden eingeschlossene Achselhöhle gebildet. Beim Menschen und allen Säugern mit frei beweglichen Arm-Gliedmaßen liegen auch Scapula und Humerus nicht in nahezu einer Ebene, wie bei den Läufern, sondern die Stellung beider zueinander ist weitgehend veränderlich. Um den Ansatzpunkt des Humerus am Rumpfe (Schultergelenk) möglichst weit von diesem abzuspreizen, bleibt eine starke Clavicula erhalten; zugleich hat meist der Thorax die vom Menschen her bekannte dorsoventral abgeplattete Form, im Gegensatz zu der seitlich abgeplatteten bei den Läufern.

Ein solcher Aufbau von schultergelenknahe gelegenen Achselfalten, die eine Abduktion nicht behindern, ist nur dadurch möglich, daß die von caudal entspringenden Muskelbündel weit proximal am Humerus inserieren; dies ganz besonders bei den Anthropoiden und Homo, bei denen der Latissimus vom Darmbeinkamm und bei Anthropopithecus (Schimpanse, s. S. 227) sogar

noch vom Leistenband entspringt. Andernfalls könnte der Muskel durch eine starke Fascia axillaris wie über ein Hypomochlion geleitet werden, wodurch zwar die Achselfalten nicht weiter vorspringen würden, aber die Richtung der Muskelwirkung in den meisten Stellungen eine andere wäre. Die von cranial entspringenden Muskelbündel können jedoch, da sie nahezu in Richtung des Oberarms verlaufen, auch weiter distal inserieren. Hierbei werden sie allerdings auch bei extremen Bewegungen durch die überkleuende Haut eingedellt, wie Elze (1937, S. 588) in einer Abbildung zeigt. Infolgedessen hat auch der *Pectoralis superficialis*, zumal dessen cranialer Teil (*Pars clavicularis* — falls vorhanden — und meistens auch ein cranialer Abschnitt der *Pars sternalis*) einen parallelen Verlauf, dagegen inserieren die von weiter caudal entspringenden Teile weiter proximal.

Ein proximaler Ansatz wäre durch dreierlei Möglichkeiten erreichbar:

Als erste steht zur Diskussion der Ansatz mittels einer starken intramuskulären Sehne, die nahezu punktförmig ziemlich proximal am Humerus befestigt ist. Dies diskutiert auch Zuckerkandl (1910, S. 471), indem er der Behauptung in Langer-Toldts Lehrbuch „Die große Masse des Fleisches würde an der Crista tuberculi nicht die nötige Länge der Haftlinie finden, wenn nicht die breite Sehne in eine nach oben und hinten umbiegende Falte gelegt wäre...“ entgegentritt mit dem Hinweis auf den *M. deltoideus*. Dazu ist zu sagen, daß der *Deltoides* keinen punktförmigen Ansatz aufweist, sondern eine erhebliche Ansatzfläche beansprucht (s. Abb. 3).

Aber auch bei angenommenem punktförmigem Ansatz, muß dieser Ansatzpunkt so weit proximal am Oberarm liegen, wie etwa bei den tatsächlichen Verhältnissen die *Pars abdominalis m. pectoralis* bzw. die *Pars ilica* und *Pars costalis* oder gar die *Pars inguinalis* des *Latissimus dorsi*, wobei der Hebelarm des Kraftansatzes relativ klein würde, besonders für die verhältnismäßig kurze *Pars clavicularis* und *sternalis* (craniale Partie) des *M. pectoralis*. Außerdem ist zu dem oben zitierten noch festzustellen, daß sich ja nicht der *M. pectoralis major* in seinem Ansatz nach der Länge einer vorhandenen Crista zu richten hat, sondern diese Crista durch den Ansatz des Muskels hervorgerufen wird genau in der jeweiligen Ausbreitung der ansetzenden Sehne.

Zweitens kommt eine Unterschichtung der einzelnen Teile in Frage, wie wir sie bei vielen Tieren mit geringer Abduktionsfähigkeit des Oberarms kennen, es seien besonders genannt Katze, Hund, Meerschweinchen, auch Eichhörnchen (vgl. Abb. 1, wenn man hier von der geringen Einrollung der 3. Schicht absieht), und insbesondere die Läufer, bei denen allerdings der Pectoralis nicht nur einen proximalen Bezirk des Humerus einnimmt. Auch diese Möglichkeit diskutiert Zuckerkandl (1910, S. 474): „Es ist im übrigen nicht einzusehen, welchen funktionellen Vorteil die Taschenbildung mit sich bringen sollte. Die zwei sich überkreuzenden Muskelplatten der Tasche werden wohl auch ohne Verschmelzung ihrer caudalen Ränder eines ähnlichen Effektes befähigt sein.“ Wobei er allerdings, wie schon erwähnt, nicht unterscheidet zwischen Taschenbildung durch Verschmelzung der caudalen Ränder zweier übereinanderliegender Muskelplatten und Taschenbildung durch Umschlag einer zusammenhängenden Muskelplatte mit dadurch bedingtem kreuzenden Verlauf der Faserrichtung.

Wie wir allerdings bereits (S. 206) gesehen haben, würde bei Unterschichtung der Muskelpartien die Abduktion erheblich gehemmt oder die Muskulatur bei Abduktionsbewegungen gezerrt, außerdem ist bei einem solch unterschichteten Verlauf die Achselfalte noch nicht optimal reduziert, was man an der versuchsweise erörterten Anheftungsstelle eines in Abb. 3 von F nach c ziehenden Pectoraliszuges, sowie eines von D nach a ziehenden Latissimuszuges ermessen kann. Beide Züge müßten, falls sie nicht eine weiter vorspringende Achselfalte bilden sollen, durch schultergelenknahe Achselfalten in eine andere Wirkungsrichtung abgelenkt werden.

Der einzige Fall einer Unterschichtung des Pectoralis major bei einem abduktionsfähigen Tier ist der von Zuckerkandl (1910) untersuchte Gorilla (vgl. S. 195), dessen Brustmuskel keine Einrollung mit Taschenbildung aufgewiesen haben soll, im Gegensatz zu allen sonstigen untersuchten Individuen derselben Art.

Unterschichtung von einzelnen Partien des *Latissimus* können wir nirgends finden, ausgenommen beim Maulwurf (s. S. 174), dessen Latissimus sich teilt, wobei im Gegensatz zu der beim Pectoralis vorkommenden Unterschichtung — sich die caudal entspringende Hälfte auf die craniale auflegt und beide Teile weit distal am Ellbogen inserieren.

Die dritte Möglichkeit besteht in dem tatsächlichen Verlauf der Einrollung des Pectoralis und der Umdrehung des Latissimus. Hierdurch wird die Achselfalte am weitesten reduziert. Denn je weiter cranial vom Schultergürtel (Pars clavicularis m. pectoralis) oder vom Thorax (Pars sternalis m. pect., Pars spinalis m. latissimi) die Muskulatur entspringt, um so weiter distal kann er am Oberarm inserieren (wie oben S. 209 besprochen), ohne zu umfangreiche Achselfalten zu bilden; je weiter caudal aber ihr Ursprung ist, desto proximaler muß er am Humerus inserieren, um bei der Abduktion die Achselfalten unförmig zu verbreitern. Dadurch ist ganz klar gegeben, daß jedes einzelne Fleischfaserbündel, das caudal vom vorhergehenden entspringt, auch proximal von diesem inseriert. Aus dieser Anordnung ergibt sich die tatsächlich vorhandene Einrollung der caudalen Pectoralisteile, sowie die Umdrehung des Latissimus.

Betrachten wir Tiere, deren Pectoralis eingerollt und deren Latissimus umgeschlagen ist daraufhin, wie weit ihr Oberarm in der Rumpfhaut steckt und vergleichen sie mit Tieren, deren Muskelverlauf nicht eingerollt ist, so ergibt sich eine weitgehende Übereinstimmung einerseits zwischen „Einrollung“ der Muskulatur und geringer Achselfaltenbildung sowie andererseits einer „Nichteinrollung“ der Muskulatur und starken Achselfalten. — So sind bei den Läufern, wie schon erwähnt, die Oberarme fast völlig in der Rumpfhaut (Abb. 4) gelegen und die Oberarme der Primaten frei. Ja, es sei als Beispiel der vorwiegend laufende Sohlengänger Bär erwähnt, der als Stemmkletterer eine gute Abduktion der Arme besitzt (ähnlich der seltener kletternde Igel) und dessen Oberarm in weiterem Maße als die reinen Läufer außerhalb der Umkleidung durch die Rumpfhaut liegt (Abb. 5). Sein Pectoralis weist auch deutliche Einrollung auf (s. Tab. 1 und S. 188).

Der zu den modifizierten Zangenkletterern gehörige und mit den hängezangenkletternden Faultieren verwandte kleine Ameisenbär, den Krieg (1948) vorwiegend auf dem Boden fand, weist trotz seines Bodenlebens Freisein der Oberarme von der Rumpfbedeckung auf zugleich mit ausgezeichneter Abduktion der Arme, die er außer zum Aufschlagen der Termitennester auch zur Abwehr gebraucht. Dazuhin zeigen die vorwiegend bodenlebenden Hundsaffen aus der Primatenordnung in ihrem den Läufern („Hunds“affe) nahekommenden Typ wieder eine größere Ein-

beziehung der Oberarme in die Rumpfhaut, was auch wieder in ihrer Ansatzlänge der Pectorales am Humerus und der relativen Humeruslänge zum Ausdruck kommt.

Bei alledem ist aber auch noch zu berücksichtigen, daß je nach der Bewegungsart die Humeruslänge verschieden ist. Böker

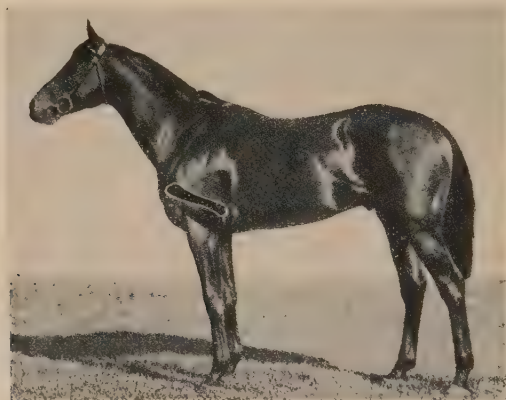


Abb. 4. Pferd, stehend, mit eingezeichnetem linken Humerus.
Aus F. Reinöhl, Tierzüchtung. F. Rau, Öhringen 1938.



Abb. 5. Kirgisenbär, laufend. Humerus eingezeichnet. Man beachte die Selbständigkeit des Oberarms im Gegensatz zum Pferd (Abb. 4). Aus „Führer durch den Zoo Berlin“ 1937

(1935) konnte in graphischen Bildern und Tabellen sehr schön zeigen, daß mit der Spezialisierung zum Laufen und Rennen der Humerus (relativ zur Rumpflänge ausgedrückt) sich verkürzt, mit der Spezialisierung zum Klettern und Hangeln sich jedoch verlängert. So kann nun der kurze Humerus der Läufer in die Rumpf-

haut einbezogen werden, während der relativ lange Humerus der Klammer- und Greifkletterer weit hinausragt.

Diese Befreiung des Humerus von der Rumpfhüllung nützt zugleich der Bewegungsfreiheit des Autopodiums. Der von der Rumpfhülle bis nahe zum Schultergelenk befreite Oberarm kann die Bewegung im dortigen Kugelgelenk optimal ausführen; diese Bewegung wird noch ergänzt durch die Ellbogen-, Unterarm- und Handgelenke mit ihren verschieden im Raume stehenden Achsen. Dagegen ist bei den Läufern (s. Pferd u. Hund S. 200) das Schultergelenk, ganz in der Rumpfhaut einbezogen, durch Bänder- und Muskelführung zum Scharniergelenk eingeschränkt, so wie sich bei ihnen auch die distalen Gelenke zu Scharniergelenken umbilden, deren Achsen zu der des praktisch wirksamen Schultergelenkes ungefähr parallel stehen, so daß die ganze Gliedmaße fast nur in einer Richtung bewegt werden kann.

VI. Messungen des distalen Pectoralisansatzes

Um nun noch zu prüfen, inwiefern die Ansatzhöhe und -länge der behandelten Muskeln am Humerus der Bewegungsart des Tieres entsprechen, nahm ich bei allen untersuchten Tieren nach dem Vorbild von E. Loth (1931) die Maße der proximalen und distalen Endpunkte der betreffenden Muskelansätze und rechnete sie in Prozente der Humeruslänge um. Das gleiche nahm ich auch an zahlreichen menschlichen Leichenarmen des hiesigen Institutes vor, bei denen ich die Ansatzverhältnisse des Pectoralis major und Latissimus auspräparierte. Hierbei fällt an der Insertion des M. pect. major auf, daß die umgeschlagene Ansatzsehne der caudal entspringenden Teile weit zum proximalen Humerusende hinaufzieht, oft den Sulcus intertubercularis überbrückt und sich bis zum Tuberculum minus erstreckt (vgl. auch Eisler 1912). Diese Tatsache wird in den Lehrbüchern der Einfachheit halber weggelassen, sie ist aber ein Zeichen der ursprünglichen Zusammengehörigkeit zwischen tiefer Schicht des Pectoralis major und dem Pectoralis minor, wie sie schon Zuckerkaudl nachwies (vgl. Abb. 1). Aus diesem Grunde ist es auch nirgends möglich, einen genauen proximalen Punkt des Ansatzes der Pectoralismuskulatur anzugeben. Loth hat hierfür allerdings den proximalen Ansatzpunkt der Pars clavicularis, also der obersten Schicht, genommen, was aber eigentlich nicht zulässig ist, denn auch der umgeschla-

gene Teil, also die darunter gelegene Schicht, gehört zum *M. pectoralis*.

Nicht in allen Fällen ist die Pectoralistasche von medial her bis an den Humerus hin offen, sondern oftmals ist gerade in Humerusnähe die vordere muskuläre mit der hinteren sehnigen Taschenwand vollkommen verwachsen, während sonst beide Wände durch verschiebliche Fascien verbunden sind. Ob durch solche Verwachsungen eine Behinderung der Abduktion nach ventral-lateral eintritt, ist aus den Leichenbefunden allein schwer zu sagen. Bei der Bewegung des Humerus in die angegebene Richtung könnte sich nämlich, auch bei Verwachsungen der ansatznahen Flächen, die Pectoralistasche am weitesten öffnen, wie man sich am besten an einem Modell oder Skelett mit Gummifäden, die in Faserrichtung des Muskels gespannt sind, veranschaulichen kann. Da jedoch kein größerer Fettkörper mit dem Muskel in der Fascienumhüllung eingeschlossen ist, ist unwahrscheinlich, daß eine solche Taschenöffnung überhaupt zustande kommt. Bei dem gut abduktionsfähigen *Hylobates* (s. S. 194) fanden seine Untersucher sogar eine feste Verwachsung der beiden Taschenwände und stellen fest, daß eine Verschieblichkeit ausgeschlossen sei.

Um nun aber nicht nur auf die verhältnismäßig wenigen von mir präparierten Tierarten und Leichenarme allein angewiesen zu sein, nahm ich auch Messungen an Skeletten von Menschen und verschiedenen mir hierfür wichtig erscheinenden Tieren vor. Der distalste Punkt an der *Crista tuberculi majoris humeri*, bis zu welchem der Ansatz des *Pectoralis major* reicht, ist verhältnismäßig leicht zu bestimmen. Auch bei erheblicher Verwachsung der oberflächlichen Züge einer *Pars clavicularis* mit den ventral-caudalen Zügen des *M. deltoideus* bleibt doch am Humerus eine kleine Stelle zwischen den Ansatzrauhigkeiten frei, die man mit dem tastenden Finger genau bestimmen kann: man fühlt hier die durch in den Knochen einstrahlende Sehnenfaserung bedingten Rauigkeiten eine kurze Strecke (wenige mm) unterbrochen. Daß dieser so gewonnene Punkt bei menschlichen und tierischen Skeletten mit den an menschlichen und tierischen Leichen gemessenen distalen Ansatzpunkten des *Pectoralis superficialis* übereinstimmt, sieht man bei einem Vergleich der Meßergebnisse an menschlichen Muskelpräparaten, die unter Berücksichtigung der individuellen Schwankungsbreiten dieselben Maße ergeben. Auch habe ich bei den von mir präparierten Tieren am skelettiierten Humerus die betr. Maße nachgemessen und erstaunlich genaue Übereinstimmung mit dem zuvor gemessenen Sehnenansatz festgestellt.

Aus der Tabelle 4 (und Abb. 6) ersieht man eine weitgehende

Tabelle 4

Der distalste Ansatzpunkt des M. pectoralis in Prozent der Humeruslänge nach der Bewegungsweise geordnet¹

Bewegungsweise	Name der gemessenen Tiere oder Tierskelette	Mindest-	Mittel-Werte	Höchst-	Anzahl der untersuchten Exempl.	gemessenen Oberarme
Fliegen	Myotis S. 175	22,9	24,3	25,7	1	2
Schwingklettern (Hangeln)	Hylobates S. 194	28,6	28,8	28,9	3	4
	Alouata	26,7	29,5	32,3	1	2
	Nasalis	28,1	29,7	30,5	2	3
	Ateles S. 193	27,3	30,2	32,5	4	7
dasselbe mit Stemmgreifklettern	Simia S. 194	30,8	33,6	37,2	2	3
	Anthropopithecus S. 195	34,4	40,8	47,0	3	5
reines Stemmgreifklettern	Gorilla S. 195	32,1	35,1	40,0	3	5
Bipedes Schreiten	Homo S. 196	31,7	38,3	50,0	27	33
Hängezangenklettern	Bradypus S. 175	32,1	36,9	41,7	1	2
Klammerklettern	Sennopithecus	31,6	35,9	38,7	4	6
	Propithecus		37,6		1	2
	Chiromys S. 193	36,7	37,8	38,9	1	2
	Cercopithecus S. 194	36,8	39,6	48,5	4	7
	Lemur S. 192	37,1	42,5	45,2	2	3
Klammerklettern, dabei vorwiegend Bodentiere, Läufer	Macacus S. 193	38,5	41,8	46,4	2	3
	Papio S. 193	43,8	44,3	44,7	1	2
	Hamadryas S. 193		48,4		1	1

¹ Diese Messungen konnte ich, soweit sie Tierskelette betreffen, im Zool. Institut der Univ. Tübingen und im Staatl. Museum für Naturkunde in Stuttgart vornehmen (s. S. 170).

Tabelle 4 (Fortsetzung)

Bewegungsweise	Name der gemessenen Tiere oder Tier skelette	Mindest-	Mittel- Werte	Höchst-	untersuch- ten Exempl.	Anzahl der gemessenen Oberarme
Klammer-, Krallen- und Schwielenklettern dasselbe und Laufen und Springen Laufen und Krallenklettern Laufen und Stemmklettern Springen Laufen	Sciurus S. 177	40,0	45,0	49,4	2	3
	Glis S. 179	45,9	49,7	53,5	4	6
	Apodemus S. 182	49,6	52,8	54,6	4	6
	Mus S. 182	45,6	50,3	64,5	6	10
	Martes S. 188	56,9	60,4	66,7	3	3
	Dendrolagus	51,6	52,4	53,3	1	2
	Erinaceus S. 172		69,4		1	1
	Macropus S. 172		53,3		1	2
	Crocodyra S. 173	49,4	56,7	67,6	3	5
	Microtus S. 181	64,3	64,8	65,3	1	2
	Cavia S. 183	82,3	84,1	85,9	2	2
	Canis fam. S. 186		63,0		1	1
	Canis vulp. S. 187		80,9	81,3	1	2
	Felis dom. S. 184	80,6	mehr als 100 ¹		1	2
	Felis leo S. 184		mehr als 100		nach Scharlau 1925	
	Equus S. 191		mehr als 100		nach Martin 1914	
Graben	Bos S. 191		mehr als 100		nach Martin 1938	
	Capra, Ovis S. 190		mehr als 100		nach Martin 1938	
	Talpa S. 174		mehr als 100		1	2

¹ Bei diesen Arten greift der Pectoralismuskulatur auf den Unterarm über.

Übereinstimmung zwischen distalem Ansatzpunkt des Pectoralis superficialis am Humerus und der Bewegungsart des Trägers. Der guten Abduktionsmöglichkeit des Humerus ist eine weit herabreichende Achselfaltenbildung abträglich, weswegen nicht nur der laterale Pectoralisteil eingerollt ist, sondern dieser Muskel auch möglichst weit proximal ansetzt. Bezeichnenderweise besitzen solchen proximalen Ansatz die Flieger und Kletterer mit Ausnahme der meist sekundären Krallenkletterer wie Marder, Maus und evtl. Katze. Dagegen setzt bei den Läufern, deren „Achselfalte“ nahezu am Ellbogen liegt, der Pectoralis superficialis ziemlich weit distal am Humerus an, ja bei einigen sogar bis zum Olecranon und darüber hinaus (Pferd, Löwe). Auffällig ist auch, daß unter den im allgemeinen klammerkletternden Affen die vorwiegend am Boden lebenden Arten Pavian, Hamadryas und Macacus (hier *M. inuus*, der Magot) einen distaleren Ansatz aufweisen als ihre mehr baumbewohnenden Verwandten. Wenn R. Fick (1895) bei seiner Untersuchung am Orang über die Bedeutung der Einrollung des *M. pectoralis* schreibt: „Man hat sich vorzustellen, daß die clavicularen Muskelbündel möglichst weit herabwachsen, wodurch sie an Verkürzungsgröße bedeutend gewinnen, während die unteren Bündel eine möglichst hohe Insertion zu gewinnen suchen, um den Nachteil zu vermeiden, den sie bei gerade zum Arm gehenden Verlauf für die Abduktion und dadurch für die freie Beweglichkeit der Extremität zur Folge hätten,“ so hat er in bezug auf die Deutung des Umschlages recht, doch ersehen wir aus unseren Untersuchungen, daß dem „möglichst weiten Herabwachsen“ der cranialen Ursprungsteile gewisse ebenfalls funktionell bedingte Grenzen gesetzt sind.

In Abb. 6 sind einige Beispiele schematisch wiedergegeben. Die Pectorales der sekundären Kletterarten (vgl. Tab. 4) erreichen im Durchschnitt die Mitte des Humerus, ganz gleich zu welcher Ordnung sie systematisch gehören, sei es zu den Nagern (*Sciurus*, *Glis*, *Apodemus* u. a.), den Carnivoren (*Martes foina*) oder gar den Edentaten (*Manis* s. S. 175). Bei ihnen finden wir auch den Pectoralis teils eingerollt, teils nicht eingerollt, ebenso zeigen sie die verschiedensten Verlaufsformen des Latissimus (z. B. bei *Mus musculus* S. 182). In dieser Höhe des Pectoralisansatzes, nämlich etwa der Mitte des Humerus, finden wir also die Übergangsform: reicht der Muskel viel weiter distal, ist er nicht eingerollt, reicht er nicht so weit distal, so ist er eingerollt.

Die Überlegung, ob auch zwischen Achselfaltenbildung, Einrollung der Muskulatur und relativer Gesamtlänge der Vordergliedmaßen Beziehungen bestehen, zeitigt eine negative Antwort, die schon ersichtlich wird, wenn man Giraffe und Fuchs (oder Dackelhund) ohne Einrollung gegenüberhält dem Gibbon und Siebenschläfer mit Einrollung.

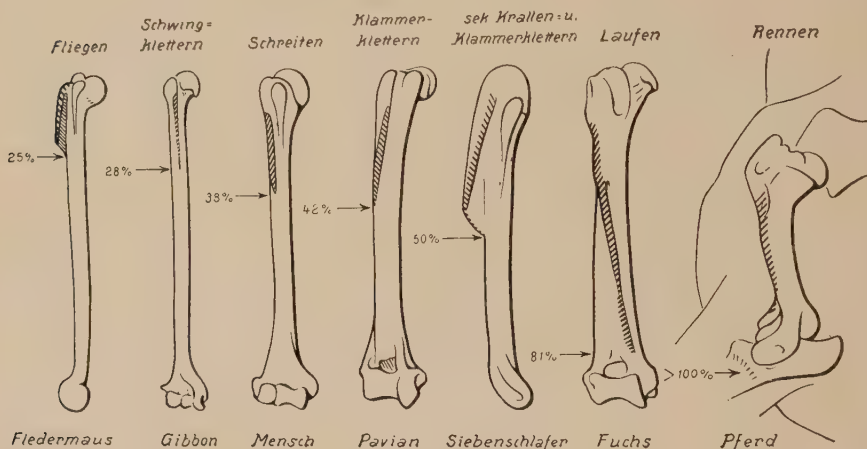


Abb. 6. Oberarmknochen verschiedener Bewegungstypen. Die Ansätze des jeweiligen *M. pectoralis* sind schematisch eingetragen und deren distales Ende in Prozent der Humeruslänge (Mittelwerte der untersuchten Individuen einer Art) angegeben. Beim Pferd ist die Körperkontur mit angedeutet.

Den distalen Ansatzpunkt des *Latissimus dorsi* am Humerus habe ich in derselben Weise an menschlichen und tierischen Leichen gemessen und auch an Skeletten zu messen versucht. Am skelettierten Arme ist allerdings nicht genau feststellbar, wie weit der Ansatz des *Latissimus* herabreicht, da die *Crista tuberculi minoris humeri* ja auch von der Einstrahlung des *M. teres major* hervorgerufen wird. Doch kann man auf alle Fälle sagen: weiter distal, als sich die *Crista tub. min.* erstreckt, reicht auch der Ansatz des *Latissimus* nicht.

Auch hier weisen den proximalsten Ansatz die Schwingkletterer (*Hylobates*, *Ateles*, *Alouata*, *Nasalis*) mit 20–30% auf, die anderen Tiere und der Mensch schwanken zwischen 30 und 45%, wobei auch die ausgesprochenen Läufer sich befinden, lediglich beim Maulwurf reicht der *Latissimus* auch noch auf den Unterarm (vgl. S. 174); ebenso aber auch bei den Termitenhäufengräbern (*Ameisenigel*, *Ameisenbär* usw.) nach Böker (1935, S. 172). Da jedoch innerhalb der einzelnen Arten, wie auch innerhalb der

verschiedenen Bewegungsformen die Variationen des distalen Latissimusansatzes groß sind und sich aus den Meßergebnissen mit Ausnahme der angeführten „Gräber“ kein überzeugendes Verhältnis zwischen distalem Ansatzpunkt und Bewegungsart (wie beim *M. pectoralis*) ergibt, verzichte ich auf weitere Einzelangaben oder tabellarische Zusammenstellung.

Bei beiden Muskelansätzen ist allerdings, wie oben schon erwähnt, zu berücksichtigen, daß laufende Tiere eine Verkürzung des Humerus aufweisen, kletternde und besonders schwing- und hangelkletternde eine Verlängerung. Trotzdem bleibt die Tatsache bestehen, daß die vordere Achselfalte zwischen Rumpf und Oberarm durch den proximalen Ansatz des Brustmuskels klein gehalten wird. Je besser nämlich die Abduktionsmöglichkeit wird, desto weiter wird das Ellbogengelenk nach distal und die Achselfalte am Oberarm nach proximal verlegt.

Als Grund für die Reduktion der Achselfalten bei kletternden Tieren könnte man auch annehmen, daß diese Tiere mit einer vom Rumpf zum Arm ziehenden großen Falte womöglich im Geäst hängen bleiben würden. Da aber die Fledermaus mit ihren großen Flugfalten den am weitesten proximal gelegenen Ansatz des *Pectoralis* (s. Abb. 6) besitzt, kann hierfür die Einrollung nicht als maßgeblich bezeichnet werden, sie bedeutet aber doch wohl einen weiteren Vorteil für die Fortbewegung im Gestrüpp.

Somit können wir sagen, daß bei der Spezialisierung zum Laufen außer anderen Veränderungen am Bewegungsapparat Humerusverkürzung, distaler Ansatz der Pectoralismuskulatur und Hereinnahme des Oberarms in die Rumpfhülle ineinandergreifen, während umgekehrt bei der Spezialisierung zur freien Armbeweglichkeit (z. B. Fliegen, Hangeln, Greifen) mit der hierzu erforderlichen ausgiebigen Abduktion der Arme und der gleichzeitigen Verlängerung des Humerus der Pectoralisansatz nach proximal rückt, sich einrollt, wobei sich auch der Latissimus um den Teres herumschlägt, und der Oberarm aus der Rumpfhülle befreit wird.

VII. Eigenes Vergleichend-anatomische über das Verhalten des *M. teres major*

Auch der *M. teres major* des Menschen weist bei körperachsenparallelem Oberarm eine Drehung um 180° durch den Verlauf der Mehrzahl seiner Muskelbündel auf (vgl. Braus 1929, S. 228,

Spalteholz 1933, S. 378, Frohse-Fraenkel 1908, S. 58 ff.) und zwar hauptsächlich die nach ventral schauenden Partien, denen der *M. latissimus* in seiner Endstrecke anliegt. Beide aneinanderliegenden Muskeln haben also in dieser Gegend dieselbe Verlaufsrichtung.

Da ich zu dieser Frage nichts Vergleichend-anatomisches in dem von mir daraufhin durchgesehenen Schrifttum fand, muß ich mich auf die wenigen eigenen Untersuchungen beschränken. Ich habe hierzu jeweils die einzelnen Fasern des *M. teres major* isoliert und ihren jeweiligen Ursprung und Ansatz festgestellt.

Außer einer geringen Überkreuzung von wenigen Fasern der thorakalen (ventralen) Seite des *Teres major* bei zwei Exemplaren von *Apodemus silvaticus* fand ich bei allen anderen von mir präparierten Tieren (s. S. 170) einen völlig parallelfaserigen Verlauf, indem die vom *Angulus caudalis scapulae* entspringenden Fasern am Humerus am weitesten distal, dagegen die cranial entspringenden Fasern jeweils auch mehr proximal am Humerus inserieren. Auch bei *Apodemus* ist im großen und ganzen derselbe Aufbau festzustellen, nur wenige vom *Angulus caudalis scapulae* kommende thoracalwärts gelegene Fasern ziehen die übrigen kreuzend zum Humerus, wo sie nur wenig distal von den sonst proximalsten Fasern ansetzen. Bei den darunter liegenden Fasern wird in schnellem Übergang dieser schräge Verlauf ausgeglichen, so daß die Hauptmasse der Bündel sich wie bei den übrigen von mir untersuchten Tieren verhält.

Diese wenigen Befunde genügen, um zu zeigen, daß eine Umwindung des *Latissimus dorsi* um den *M. teres major* nicht unbedingt verbunden sein muß mit einer Drehung des umwundenen Muskels selbst, denn bei *Sciurus*, *Glis*, *Mus* und *Erinaceus* finden wir bei parallelem Faserverlauf des *M. teres major* einen um diesen herumgewundenen und auf der thorax-zugewandten Seite von ihm inserierenden *Latissimus dorsi*. Nur beim Menschen und in geringem Grade bei *Apodemus* finden wir beide Drehungen gekoppelt (Untersuchungsbefunde an Anthropoiden und anderen Affen fehlen mir); während bei den übrigen von mir untersuchten Tieren der *Latissimus* auf der thorax-abgewandten Seite des parallel verlaufenden *Teres major* inseriert und ihn also nicht umwindet.

VIII. Vergleichend-anatomische Bemerkungen über den M. latissimo-tricipitalis

Dieser von Fick (1895) so benannte Muskel führt unter vielen anderen (s. bei Schueck 1913, S. 288) auch den häufiger gebrauchten Namen Dorsoepitrochlearis (Duvernoy). Zum M. triceps brachii gehörig (Innervation durch N. radialis) ist er proximal an dem M. latissimus befestigt, dort wo dieser den Triceps überschreitet; die distale Anheftung ist meist am Olecranon. Er ist bei allen Säugetieren vorhanden, bei den Anthropoiden schwach ausgebildet und vom Latissimus nur in die Oberarmfascie übergehend. Beim Menschen ist er fast völlig rückgebildet, doch kann man an allen menschlichen Armen eine starke aponeurotische Verbindung vom Latissimus zum Triceps brachii finden, wie ich mich selbst in unseren Präparierkursen überzeugt habe. Sie zieht nach distal mehr oder weniger lang in die Tricepsfascie ein. Muskelfasern sind jedoch in diesem Latissimo-tricipitalisrest nur ausnahmsweise feststellbar (Näheres s. Schueck 1913, Loth 1931 und Ruge 1918). Über die Auswertung dieses Muskels zu stammesverwandtschaftlichen Betrachtungen durch Ruge (1918) urteilt Eisler (1923) sehr scharf, indem er mit Recht auf die funktionell verschiedene Ausbildung des Muskels hinweist. Dieser Muskel, der die humerusrückführende Wirkung des Latissimus durch gleichzeitige Streckung des Armes im Ellbogengelenk unterstützen kann und dadurch ein festes Einstemmen der Autopodien in den Boden bewirkt, liegt schon in einer Vorstufe bei den laufenden Urodelen Amphibien vor, indem bei ihnen der Latissimus sich mit dem Triceps verbindet (Fürbringer 1873, S. 274), während diese Verbindung den springenden Anuren Amphibien fehlt (Fürbringer 1873, S. 311). Er ist besonders stark wiederum bei den laufenden Säugetieren (Ungulata, Cavia, Lepus, Martes, Felis) ausgebildet und schwächer, aber immer noch ansehnlich (Ruge 1918, S. 264 ff.) bei den Klammer- und Greifkletterern (Primates), auffällig stark jedoch wiederum bei dem schlechten Kletterer und meist bodenbewohnenden Läufer Drill- Mandrillus leucophaeus F. CUV. (Pagenstecher 1867). Michaelis (1903) untersuchte seine Wirkung bei Cynocephalus und stellte fest: „er verhindert, wenn das Tier an den Händen hängt, eine Überstreckung im Schultergelenk, der Arm kann nicht vertikal erhoben werden.“ Er ist aber offensichtlich bei den Stemmgreifkletterern (Anthropoiden) in Rückbildung begriffen und beim

Menschen fast völlig geschwunden. Mit der Aufrichtung des Rumpfes (Hylobates, Anthropoiden und Homo) und dem Freiwerden vom vierfüßigen Fortschreiten auf dem Boden, wird diese streckende Wirkung des Latissimo-tricipitalis auf den Ellenbogen bei Rückführung des Armes nicht mehr notwendig. Wir finden deshalb den Muskel verkürzt, ja bei dem biped schreitenden Menschen bis auf geringe aponeurotische Reste verschwunden, die wahrscheinlich lediglich noch die Aufgabe haben, den Angriffspunkt des Latissimus auf den Oberarm zu verstärken (vergleichbar der Bicepswirkung über seinen Lacertus fibrosus). Ähnlich interpretiert auch Ruge (1918, S. 262) das fast völlige Fehlen dieses Muskels beim Menschen. Wenn aber Ruge meint, daß vorzunehmende Untersuchungen über den Ausbildungsgrad dieses Muskels bei den verschiedenen Menschenrassen mit genügender Sicherheit deren allgemeine Stellung zueinander erbringen würden, so ist er damit, wie auch Loth, in dem Glauben seiner Zeit befangen, daß man eine fortschreitende Höherentwicklung von den Anthropoiden über die primitiven Menschenrassen zu den „höheren“ Menschenrassen feststellen könne. Man müßte also auf den Latissimo-tricipitalis bezogen annehmen, daß die „höheren“ Menschenrassen früher zum aufrechten Gang übergegangen seien als die anderen, und deshalb schon weiter fortgeschritten seien in der Reduzierung des nicht mehr benötigten Muskels.

IX. Die Kraftverhältnisse der untersuchten Muskeln

Die Kraft eines Muskels kann nach R. Fick aus dem physiologischen Querschnitt und der absoluten Muskelkrafteinheit, die nach R. Fick (1910) und Pfuhl (1937) beim Warmblüter durchschnittlich 10 kg pro qcm Muskelquerschnitt beträgt, bestimmt werden. Dies besagt: ein Warmblütermuskel mit dem physiologischen Querschnitt 1 qcm vermag etwa 10 kg zu tragen. Die Gewichtsangabe von kg/qcm ist jedoch nicht in allen Fällen gleich und nur ein Durchschnittswert, der aber zu einer vergleichswisen Berechnung verwandt werden kann.

Ich habe nun die physiologischen Querschnitte der meisten Pectoralis- und Latissimusmuskeln der von mir untersuchten Tiere möglichst genau gemessen und versucht, die erhaltenen Werte in Muskelkraft umgerechnet zu dem Gewicht des betreffenden Tieres in Beziehung zu setzen. Damit wollte ich erfahren, ob je

nach Betätigung der Vorderextremität durch die betreffende Tierart — Laufen, Klettern, Graben, Fliegen — der Muskel kräftiger oder weniger kräftig ausgebildet ist.

Es ergab sich der überraschende Befund (s. Tab. 5), daß die ausgesprochenen Läufer: Hund, Igel, Katze, Wühlmaus und Meer-schweinchen sehr niedrige Werte bei den Pectoralis aufweisen; die Muskulatur der verschiedenen Kletterer: wie Eichhörnchen, Siebenschläfer und Waldmaus zeigen zwar recht unterschiedliche, aber im allgemeinen doch höhere Werte. Die höchsten Werte dagegen zeigen der mit der Vorderextremität grabende Maulwurf und die fliegende Fledermaus (sowie die Amsel). Dagegen scheint der Querschnitt und damit die Kraft des *Latissimus* keine Beziehung zur Bewegungsart des Tieres zu haben.

Einige Querschnittsmessungen an Präpariersaalleichen des hiesigen Institutes, deren Körpergewicht ich allerdings schätzen mußte, füge ich auch bei. Dabei fällt wiederum der geringe Wert bei beiden Muskeln auf, was so zu verstehen ist, daß der Mensch sich normalerweise keineswegs durch die Kraft seiner Arme kletternd oder gar hangelnd fortbewegt. Selbstverständlich dürften die Werte von Sportlern (besonders Geräteturnern) höher liegen, aber auch diese werden wohl kaum den relativen Wert des Gorilla erreichen. Daß hierbei gerade auch Mehr- oder Mindergebrauch der Muskulatur (Aktivitätshypertrophie bzw. Inaktivitätsatrophie) eine ausschlaggebende Rolle spielen, braucht nicht näher ausgeführt zu werden. Sehen wir doch auch individuelle Unterschiede der relativen Werte innerhalb ein und derselben Tierart, obgleich man zunächst annehmen möchte, daß die Fortbewegungsweise der verschiedenen Individuen derselben Tierart dieselbe sei. Es sei hier auf die großen Differenzen bei den Hausmäusen verwiesen, die alle an ein und demselben Ort gefangen wurden. Ebenso zeigen die Siebenschläfer, von denen Exemplar II und III gleichzeitig am gleichen Ort gefangen wurden, große Unterschiede.

Bei der Querschnittsberechnung ist noch zu berücksichtigen, in welchem Kontraktionszustand der Muskel sich befindet, denn der Querschnitt ist im kontrahierten Zustand 2mal so groß wie im gedehnten Zustand wegen der Möglichkeit der Muskelfaser, sich auf die Hälfte der gedehnten Länge bei gleichbleibendem Volumen zu kontrahieren. Da aber dieser Unterschied gegenüber den Differenzen zwischen den Tierarten gar nicht ins Gewicht fällt

Tabelle 5

Verhältnis der aus dem Muskelquerschnitt errechneten Kraft der Muskulatur zum Körpergewicht des Tieres

Gewichte und Muskelquerschnitte der untersuchten Tiere und das aus beiden errechnete Verhältnis: Tragkraft der Muskulatur in g (1 qcm trägt 10 kg, 1 qmm trägt 100 g) durch das Körpergewicht in g geteilt. Geschätzte Körpergewichte in Klammern. Der erhaltene Quotient gibt also an, wievielfach die Muskulatur (beide Pectorales bzw. beide Latissimi) das Körpergewicht des Tieres zu tragen vermögen

Tierart	Körpergewicht in g	Pectorales		Latissimi	
		Q in mm ²	Kraft K. gew.	Q in mm ²	Kraft K. gew.
Erinaceus S. 172	530,0	46,64	8,8	27,0	5,1
Crocidura S. 173 I	6,7	5,72	85,37	1,4	20,9
„ II	7,7	6,13	79,61	1,99	25,84
„ III	8,3	6,53	78,67	2,7	32,5
Talpa S. 174	73,5	84,0	114,285	10,625	14,45
Myotis S. 175	25,0	103,5	414,0	5,0	20,0
(Turdus S. 175	115,0	398,0	346,09)		
Sciurus S. 177 I	270,0	140,6	52,07	71,0	26,3
Glis S. 179 I	60,0	22,0	36,67	4,96	8,27
„ II	137,0	60,0	43,8	15,5	11,31
„ III	90,0	64,0	71,11	21,0	23,33
„ IV	100,0	38,5	38,5	15,0	15,0
„ V	100,0	37,0	37,0	12,5	12,5
Microtus S. 181	13,0	2,96	22,77	2,24	17,23
Mus S. 182 I	17,5	6,64	37,94	2,4	13,71
„ II	17,0	8,2	48,23	2,0	11,76
„ IV	19,0	10,0	52,63		
„ VII	21,0	15,5	73,81		
„ VIII	23,3	7,11	30,52		
Apodemus S. 182 IV	22,0	12,5	56,82	3,16	14,36
„ VI	24,4	12,0	49,2	3,4	13,9
Cavia S. 183 II	250,0	72,0	28,8	17,0	6,8
„ III	200,0	55,0	27,5	18,0	9,0
Felis dom. S. 185	(ca.1,5kg)	305,0	(20,33)	120,0	(8,0)
Canis fam. S. 187	9,1 kg	734,0	8,07	400,0	4,4
„ vulpes S. 187	6,12 kg	570,0	9,31	190,0	3,1
Martes foina S. 188	(ca.1,2kg)	333,0	(26,08)	100,0	(8,33)
Gorilla Bobby ¹	266,0 kg	189 100	71,1	228 000	85,7
Homo, 13 Leichen					
Min.- u. Max.-Werte	(55-85kg)	618-3980	1,03-4,67	286-1542	0,48-1,81
davon Mittelwerte			2,895		1,318

¹ Durch die Freundlichkeit von Dr. A. Kleinschmidt, Braunschweig, der seinerzeit verschiedene Untersuchungen an dem im Berliner Zoo verstorbenen Gorilla „Bobby“ vorgenommen hatte, erhielt ich die notwendigen Daten dieses Tieres, wofür ich ihm hiermit meinen herzlichen Dank aussprechen möchte.

und meine Messungen alle an Muskeln in einer etwa mittleren Dehnungsstellung vorgenommen wurden, glaube ich die Feststellung des genauen Dehnungszustandes unberücksichtigt lassen zu dürfen. Die einzelnen Werte sind dadurch zwar nicht ganz präzise, aber sie geben trotzdem einen guten Vergleich der Muskelkräfte bei den einzelnen Tierarten.

X. Gewichte der Muskulatur in Beziehung zum Körpergewicht

Bei einigen Tieren habe ich die Gewichte der frischen, unfixierten Muskulatur von je einer Körperseite nach möglichst sorgfältiger Entfernung der Fascien und Sehnen bestimmt und in Beziehung zum Gesamtkörpergewicht gesetzt. Dabei fällt das große relative Gewicht der *Pectoralis*muskulatur der Fledermaus auf, das 6,4 % des Körpergewichts ausmacht (bei der Amsel sogar 9,6 % in einem, 10,0 % im anderen Falle). Erheblich niedriger ist dieser Prozentsatz bei anderen Tieren. So haben die Mäuse und das Meerschweinchen um 0,8 %, die sekundären Kletterer *Sciurus*, *Martes*, *Glis*, wie aber auch die Läufer *Cavia*, *Crocidura*, *Canis* und *Felis* zwischen 1 und 2 %. Vom Menschen konnte ich keine eigenen Wägungen vornehmen, man findet aber bei Theile (1884) einige Gewichtsangaben, nach denen ich die folgenden Berechnungen gemacht habe: Es betragen bei Foeten des 7. Monats das Gewicht einer *Pectoralis*gruppe (*P. major* und *minor*) 0,293 % des Gesamtkörpergewichtes, bei drei Neugeborenen 0,297 bis 0,312 %, bei einem 1½-jährigen 0,264 %, einem 6-jährigen 0,253 %, einem 15-jährigen 0,432 %, einem 26-jährigen 0,751 %, einem 51-jährigen 0,260 % und einem 78-jährigen 0,303 %. Die *Pectoralis*gewichte auf einer Körperseite schwanken also zwischen 0,26 und 0,75 % des Gesamtkörpergewichtes. Bei Gorilla „Bobby“ wiegt nach Kleinschmidt (1951) die rechte *Pectoralis*gruppe 0,638 %, die linke 0,608 % des Körpergewichtes; Verhältnisse, die innerhalb der menschlichen Schwankungsbreite liegen.

Die relativen *Latissimus*gewichte zeigen auch hierbei wieder wenig Unterschiede innerhalb der verschiedenen Tierarten; sie schwanken zwischen 0,2 % bei den Mäusen und 1,9 % des Körpergewichtes bei der Katze. Auch die für den *Latissimus* des Menschen von Theile angegebenen Gewichte betragen zwischen 0,2 und 0,6 % der betreffenden Körpergewichte. Wir sehen hier gerade beim Menschen die außerordentlich großen individuellen

Schwankungen innerhalb ein und derselben Art, wie sie auch bei nicht domestizierten Tieren ausgebildet sein können, was uns besonders deutlich die Muskelkraftunterschiede der Siebenschläfer-*pectoralis* gezeigt haben (s. S. 223). Im relativen *Latissimus*gewicht übertrifft allerdings der Gorilla wesentlich den Menschen mit 1,759 % (Kleinschmidt 1951), selbst der Schimpanse liegt noch an seiner oberen Grenze mit 0,763 %, während der Orang mit 0,463 % sich im Bereich des Menschen bewegt. Hierbei ist erstaunlich, daß gerade die letzten beiden Menschenaffen als hängende, ja sogar schwingkletternde Tiere einen relativ schwächeren *Latissimus* haben als der vorwiegend bodengehende Gorilla.

XI. Die Rumpf-Oberarm-Muskulatur als Tragemuskeln des Körpers

Weiterhin versuche ich der Frage nahezugehen, ob bei solchen Tieren, die sich vorübergehend oder häufig ganz an ihren Vorderextremitäten aufzuhängen pflegen, wie dies z. B. die Hangler und



Abb. 7.

Der *M. latissimus* als Tragemuskel
des Rumpfes an den Oberarmen

Schwingkletterer (*Hylobates*, *Ateles*, *Alouata*, *Nasalis*) tun, die Ursprungspunkte der am Oberarm ansetzenden, den Rumpf tragenden Muskeln möglichst weit caudal herabreichen, so daß also beim Hangeln das Becken mit aufsitzendem Rumpfe in den Tragegurten der Rumpf-Oberarm-Muskulatur an den Obergliedmaßen hängen würde (s. Abb. 7).

Wir wissen, daß bei den Anthropoiden der *Latissimus* fast stets am Becken entspringt, ja, bei den Schimpansen sogar in vielen Fällen auf das Leistenband übergreift. Über die Ursprungsverhältnisse der Latissimusmuskulatur liegen ausgedehnte vergleichend-anatomische Arbeiten vor (bes. R u g e 1918 und 1922). Dabei wurde stets auf muskuläre Ursprünge des Latissimus von der Crista ilica geachtet und Wert gelegt. Doch schon R u g e sagt mit Recht (1918, S. 249), daß der Latissimusursprung auch durch Aponeurosenstränge von der 13. Rippe zum Rand der Crista ilica eingeleitet werden könne. Diesem Verhalten gegenüber wird der Ursprung des Latissimus vom Darmbeinkamm besonders von R u g e (1918, 1922, S. 146), E. L o t h (1931) und A. S c h u e c k (1913) als progredientes Merkmal in Zusammenhang mit der Rumpfverkürzung aufgefaßt. Dies dürfte auch richtig sein, ist es doch nur bei (phylogenetischer) Verkürzung des Rumpfes möglich, daß der Latissimus sich muskulär an der Crista ilica anheftet und er muß dies tun, um die Verkürzungsgröße der Muskelfasern aufrechtzuerhalten.

Wie wir oben gesehen haben, stellt sich die Sehnenlänge der Muskulatur durch Selbstregulierung (R. Fick) so ein, daß sich die größtmögliche Dehnung zur größtmöglichen Verkürzung des Muskels etwa wie 2 : 1 verhalten. Wenn nun die Ausschläge des Armes und zugleich der Ansatzpunkt des Latissimus am Humerus gleichbleiben bei sich verkürzendem Rumpf, so muß der Ursprung des Muskels weiter caudal wandern, um das Verhältnis von Dehnung zu Verkürzung zu wahren. Sollte aber bei relativ langem Rumpf die Notwendigkeit der Befestigung am Becken gegeben sein, so heftet sich die Muskulatur eben dort mit einer mehr oder weniger langen Sehne an. Bei Betrachtung der Abbildungen, die S c h u e c k in seiner Arbeit (1913) gibt, zeigt sich, daß gerade bei *Hylobates*, bei dem S c h u e c k zwar einen Beckenursprung ablehnt, doch in Verlängerung der Latissimusfaserung die Aponeurose durchaus an den Beckenkamm heranreicht. Dasselbe sieht man auch aus den Abbildungen von *Macacus cynomolgus*, *Cynocephalus hamadryas* und *Nycticebus tardigradus*, dagegen nicht von *Cebus flavus*. Andererseits ist aus der Zeichnung, die E. L o t h (1931, S. 153) in seiner Abb. 85 von *Cynocephalus* gibt, zu ersehen, daß hier die aponeurotischen Sehnenfasern in Fortsetzung der Fleischfasern nicht an das Becken heranreichen. Bei diesen widersprechenden Abbildungen entsteht die Frage, ob es sich um

Variationen handelt, oder ob die tatsächlichen Verhältnisse nicht ganz korrekt wiedergegeben wurden.

Und wiederum schreibt G. Ruge (1918, S. 236) bei der Besprechung, wie weit nach cranial der Ursprung des Latissimus von der Wirbelsäule reicht: „*Ateles ater* ist“ unter den von ihm untersuchten Affen „nach den vorliegenden Beobachtungen¹ der einzige Vertreter niederer Primaten, welcher der Gattung *Hylobates* und den *Anthropomorphen* sich anschließt. Aus dieser Einzelercheinung indessen Folgerungen über die Stellung der Tiere zueinander zu schließen, wäre voreilig, da Parallelbildungen vorliegen können“. Diese von Ruge nur als Möglichkeit ins Auge gefaßte Annahme dürfte meines Erachtens die zutreffendste Deutung sein, denn bei *Ateles* als Schwingkletterer wird wie bei *Hylobates* der Latissimus zum Tragen des Rumpfes am Oberarm seinen Angriffspunkt am Rumpfe möglichst weit caudal verlegen müssen. Es liegen also sicherlich „Parallelbildungen“ vor, die in keiner Weise zu verwandtschaftlichen Beziehungen herangezogen werden können. Entsprechend weist bei *Ateles* nach Priemel (1938) ja auch die Form des Thorax (tonnenförmig), der Scapula und ihre Stellung am Thorax, so wie die relative Länge der Clavicula große Ähnlichkeit mit *Hylobates* auf, was alles als ausgesprochene Konvergenzerscheinungen durch die fast gleiche Bewegungsweise anzusehen sind. Andererseits ist es aber auch möglich, daraus Schlüsse auf die Fortbewegungsart des Tieres zu ziehen. Doch fehlen in dieser Beziehung leider weitere Befunde von den sich ähnlich bewegenden Arten *Alouata* und *Nasalis*.

Bei keiner der von mir untersuchten verschiedenen Säugerarten (s. S. 170), außer dem Menschen, findet der Latissimus dorsi mit längerer oder kürzerer Sehne Ansatz an dem Becken; diese Arten haben auch nicht die Gewohnheit, sich an den Armen aufzuhängen. Selbst der mächtig entwickelte Latissimus des Maulwurfs (*Talpa*), dessen Ansatzpunkt zur Grabtätigkeit (wie bei *Chrysochloris* und *Notoryctes*, vgl. S. 174) weit nach distal an den Vorderarm verlagert ist, weist keinen Beckenursprung auf. Bei ihm wird aber der Rumpf auch nicht mit Hilfe der Arme nachgezogen, während er bei den Hanglern und Schwingkletterern ausschließlich am Arme hängt.

¹ Der Latissimus der anderen platyrrhinen Affen reicht weiter cranialwärts als der des Schwingkletterers *Ateles*.

Die Tatsache, daß auch der *Latissimus dorsi* des Menschen an der *Crista ilica* in 92,86 % der Fälle (G. Ruge 1922, E. Loth 1931) entspringt, läßt uns die Frage aufwerfen, ob der Mensch von schwingkletternden oder hangelnden Vorfahren abstammt. Diese Frage können wir aber nicht allein aus dem Muskelbefund heraus beantworten; man muß hierfür noch weitere Untersuchungsbefunde heranziehen, wie die Extremitätenproportionen und deren Änderungen im Laufe der Einzel- bzw. Stammesentwicklung. So kann von anthropologischer Seite (s. Heberer 1952) auf Grund der Ausgrabungsfunde früherer Menschenformen und fossiler Menschenaffen eine Abstammung des Menschen vom Brachiatorentyp abgelehnt werden.

Für die Entstehung des Beckenansatzes vom *Latissimus dorsi* spielen also zwei Umstände eine ursprüngliche Rolle:

1. die Aufhängung des Rumpfes am Oberarm über das Becken,
2. die Faserlänge des Muskels, die sich auf die notwendige und mögliche Exkursion der bewegten Extremität einstellt, wobei dann die Rumpfverkürzung weiterhin einen Beckenansatz begünstigt.

Verglichen mit dem *Latissimus* können wir bei *Pectoralis* einen unmittelbaren fleischigen Ursprung am Becken bei keiner Tierart finden, doch können wir — ähnlich wie beim *Latissimus* — auch beim *Pectoralis* immer wieder eine sehnig-aponeurotische Verbindung zwischen Muskel und Becken feststellen. So entspringt beim Menschen und sehr vielen Tieren die *Pars abdominalis pect.* von der Rectusscheide, die als Aponeurose der breiten Bauchmuskeln caudal am Becken befestigt ist. Wenn gleich also die Rectusscheide den Brustkorb, von dem immer der *Pectoralis* entspringt, mit dem Becken verbindet, so läßt sich ventral doch kein direkter Ursprung der Rumpf-Oberarm-Muskeln am Becken finden, welcher mit den Ursprungsverhältnissen des dorsal gelegenen *Latissimus* bei den Hanglern, Schwingkletterern und dem Menschen verglichen werden könnte. So ist die schwache und oftmals (in 35 % nach Loth 1951) fehlende *Pars abdominalis* des *Pectoralis* beim Menschen wohl ziemlich ungeeignet, über das Becken den (womöglich noch schwingenden) Rumpf zu tragen. Diese *Pars abdominalis* ist zwar relativ stärker bei Gorilla, Schimpanse und Orang und bei ihnen auch regelmäßig vorhanden (Loth), doch fehlt sie andererseits nach Loth stets

beim Gibbon, dem ausgesprochensten Schwingkletterer; hingegen besitzen die ebenfalls schwingkletternden Atelesarten nach Zuckerkandl eine Pars abdominalis.

XII. Phylogenetische Betrachtungen

Wenn man mit Böker (1935) und seinen Schülern (Böker und Pfaff 1931, Panzer 1932) annimmt, daß die ursprüngliche Fortbewegungsart der Säugetiere das Klammerklettern war, so müßte man nach dem Ergebnis unserer Untersuchungen annehmen, daß die Drehung des *M. latissimus* um den *M. teres major* die ursprüngliche Verlaufsform dieses Muskels war, und daß vielleicht sogar der Umschlag des *Pectoralis* seine ursprüngliche Bauweise ist, denn die heutigen Klammerkletterer zeigen alle den entsprechenden Bau dieser Muskulatur (vgl. Tab. 1). Bei dieser Annahme hätte somit z. B. Zuckerkandl unrecht, wenn er die Einrollung des *Pectoralis* als fortschrittlich bezeichnet. Doch dürfen wir so nicht vorgehen. Böker schreibt selbst (1932, S. 51): „Den Habitus der Ursäugetiere beeinflusste am stärksten die Art der Fortbewegung. Mit modellierfähigen Händen und Füßen ergriffen sie die Zweige, zogen und schoben den Körper langsam in die Höhe, wobei der Körper hochgedrückt und dann wieder auf den Zweig fallen gelassen wurde. Die Autopodien mußten dazu der Körperachse noch mehr genähert werden, bis sie schließlich vollkommen unter ihr angriffen, um dem Körper einen Halt auf einem dünnen Zweig zu geben. Die Ellenbeugen wurden dazu stark nach hinten, die Knie stark nach vorne gerichtet... Dies erste Klettern der Säugetiere, das die Charakteristika des Schiebkriechens der Urlandwirbeltiere noch erkennen ließ, nenne ich Kletterkriechen.“

Aus diesem Kletterkriechen soll sich dann das primäre Klammerklettern entwickelt haben, wozu zunächst noch nicht die Abduktion der Arme notwendig war. Erst mit der bei anderen Bewegungsformen notwendig gewordenen Abduktion ergab sich eine Behinderung durch ein zu weites Vorspringen der Achseln bei parallel verlaufender und ansetzender Rumpf-Oberarm-Muskulatur, und die Notwendigkeit ihrer Umstellung in Verlauf und Ansatz, wobei besonders die Regelung der Fleischfaserlänge bedeutungsvoll war.

An den Beispielen der beiden hier erörterten Muskeln zeigt sich also, daß weder der Ursprung noch der Ansatz der Musku-

latur genau festgelegt ist, sondern daß nach Funktionsbedarf beide Punkte innerhalb gewisser Grenzen eine Änderung erfahren können. So zogen schon viele Forscher (Loth, Ruge, Tobler, Schueck, Bischoff, Pira) die verschiedenen Ursprungsverhältnisse der Pectoralis- und auch der Latissimus-Muskulatur zu phylogenetischen Betrachtungen heran. Dabei wurde die Verlegung der Ursprünge beider Muskeln nach caudal innerhalb der Tierreihe als fortschrittliches Merkmal aufgefaßt und nach verwandtschaftlichen Gesichtspunkten ausgewertet: sie ist aber auch zum großen Teil, besonders bei den Primaten, durch die fortschreitende Verkürzung des Rumpfes bedingt. Aber wie schon an dem Beispiel *Hylobates* und *Ateles* (s. S. 228) gezeigt wurde, sind die Ursprünge des *M. latissimus* nicht nur von stammesgeschichtlichen Umständen her bestimmt, vielmehr spielt hierbei auch die funktionelle Bedeutung des Muskels für die betreffende Tierart eine Rolle. Funktionell in dem Sinne, daß einerseits durch die ausgeprägtere Abduktion und Elevation der Arme die Muskulatur zur Erhaltung der Verkürzungsgröße (R. Fick) sich verlängern muß und dafür einen nach caudal verlagerten Ursprung gewinnt. Andererseits ist aber der Ursprung der Latissimus-Muskulatur vom Becken auch für die Aufhängung des Rumpfes an den oberen Extremitäten sehr wichtig. Auf den Gesichtspunkt der möglichen funktionellen Bedeutung des innerhalb der Tierreihe verschiedenen Ansatzes der *Mm. latissimi* wies schon Eisler (1932) hin, ohne allerdings in seinem sonst ausführlichen Referat näher auf Einzelheiten einzugehen.

An unseren Beispielen sehen wir bei dem in bisherigen Bearbeitungen viel zu wenig berücksichtigten Ansatz der Muskulatur, wie abhängig er von der Funktion der bewegten Gliedmaßen ist. Dies wird am deutlichsten an dem *M. latissimus dorsi*, der, um eine Abduktion des Humerus möglichst wenig zu behindern, seinen Ansatz um den *M. teres major* herumwandern läßt und dadurch eine Inversion erfährt, so daß der Muskel mit seinem distalen Teil den *M. teres major* umfaßt („*embrassement*“). Übergänge seiner beiden geläufigen Ansatzarten sehen wir besonders bei solchen Tieren, die seit stammesgeschichtlich verhältnismäßig kurzer Zeit vom reinen Bodenleben zum Kletterleben übergegangen sind, unter den Nagern die Mäuse, Siebenschläfer und vielleicht Eichhörnchen, unter den Carnivoren der Marder. Dieser klettert aber noch mit ziemlich parallel gestellten

Vorderextremitäten, d. h. er läuft nur gehalten von seinen Krallen am senkrechten Stamm hinauf. Dagegen haben die Klammerkletterer, auch die sekundären, eine nach außen gedrehte Hand gegenüber dem Oberarm (Löhr 1938) und brauchen dazu auch eine weitere Abduktionsmöglichkeit (s. Abb. 8). Wir finden deshalb gerade bei diesen sekundären gemischten Kletter-



Abb. 8. Siebenschläfer. Sekundär gemischte Kletterart: Krallen-Klammerklettern. Drehung des Unterarmes nach außen (vgl. S. 232), Abduktion der Oberarme. Aus „Tiere in schönen Bildern“ (Blaue Bücher)

arten, besonders der sekundären Krallen- und Klammerkletterer (s. Abb. 1), alle möglichen Varianten und Übergänge im Verlauf der behandelten Muskulatur. Andererseits fand Schueck (1913) auch bei einer zum Bodenleben übergegangenen Meerkatze (*Cercopithecus patas* s. S. 194), daß der *Latissimus* distal vom *Teres* ansetzt.

Je nach der Abduktionsmöglichkeit des Oberarmes finden wir verschiedene Verlaufsformen der Rumpf-Oberarm-Muskulatur: Bei dem *M. latissimus* z. B. Ansatz auf der thorax-abgewandten, aber auch auf der thorax-zugewandten Seite des *M. teres major*, sowie als Übergang auch Ansatz an dessen distalem Ende. Bei dem *M. pectoralis* z. B. Unterschichtung mit stärkerer oder geringer Einrollung bzw. ohne sie. Bei der starken Einrollung verschwindet im ursprungnahen Gebiet eine augenfällige Unterschichtung (vgl. die menschlichen Verhältnisse).

Als Tierarten, deren Einzelindividuen verschiedene Verlaufsformen der Muskulatur aufweisen, seien nochmals Marder (*Pectoralis*) und Feldspitzmaus (*Latissimus*) genannt. Aber auch in der Ausprägung der Verlaufsformen unterscheiden sich manche Individuen einer jeweiligen Art voneinander, so Eichhörnchen (Höhe der *Pectoralis*-Einrollung), Hausmaus (*Latissimus*-Drehung). Die allerdings nicht immer vorhandene Einrollung des *Latissimus* der Feldspitzmaus, die niemals klettern soll, kann vielleicht in der Besonderheit ihres Körperbaus und ihrer Fortbewegung auf ebenem Boden mit etwas abgespreizten Vorderextremitäten eine Erklärung finden.

Auch die reinen Bodentiere, die von guten Kletterern abstammen, z. B. *Gymnura* (s. S. 174), zeigen noch eine Drehung in ihrem Muskelverlauf. Als weiteres Beispiel konnte der hauptsächlich terrester lebende kleine Ameisenbär (*Tamandua tetradactyla* L.) angeführt werden.

Stammesgeschichtliche Entwicklungsrichtung und funktionelle Bedürfnisse bestimmen also das morphologische Bild eines Muskels in seinem Ursprung, Verlauf und Ansatz (Umkonstruktion im Sinne Bökers).

Zusammenfassung

Die beiden einzigen vom Rumpf zum Oberarm ziehenden Muskeln des Menschen, der *M. pectoralis major* und der *M. latissimus dorsi*, zeigen eine merkwürdige Einrollung in ihrem Verlaufe. Bislang wurden dafür vorwiegend zwei Begründungen vermutet: 1. Verhinderung einer Zerrung (Überdehnung) der Muskulatur bei der Abduktion des Armes, 2. Reduktion von sonst zu ausgedehnten behindernden Achselfalten. Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Säugetieren lassen erkennen, daß diese Einrollung ebenfalls bei den Arten vorkommen, die ihren Oberarm gut abduzieren können. Dagegen verlaufen die beiden Muskeln nicht eingerollt bei den Arten, die ihre Oberarme nur parallel zum Rumpfe bewegen (Läufer). Bei ihnen sind zudem die relativ kurzen Oberarme in der Rumpfhülle eingeschlossen; die Pectoralismuskulatur reicht mit ihrem Ansatz dann stets über die Mitte des Humerus nach distal, z. T. bis an das Ellbogengelenk heran oder sogar darüber hinaus. Im Gegensatz dazu beschränkt sich der Pectoralisansatz bei Tieren mit guter Abduktionsfähigkeit ebenso wie beim Menschen lediglich auf den

proximalen Humerusabschnitt. Der Muskel ist eingerollt, bildet dadurch eine Achselfalte und läßt den relativ langen Oberarm weit aus der Rumpfhüllung hervorragen (Kap. II).

Der Übergang zwischen beiden Verlaufsmöglichkeiten des Pectoralis trifft ungefähr zusammen mit dem Überschreiten der Humerusmitte durch das distale Ende seiner Ansatzsehne (Kap. VI). In der Reihe der Arten mit proximalem Ansatz steht der Mensch etwa in der Mitte und wird übertroffen von den Schwingkletterern (Hanglern) und insbesondere von der fliegenden Fledermaus (Tab. 4, S. 215). Eine besser ausgebildete Einrollung ist aber bei den letztgenannten Arten gegenüber dem Menschen nicht zu erkennen.

Der Latissimus setzt nur bei ausgesprochen grabenden Tieren (Maulwurf u. a.) weit distal am Ellbogen an, bei allen andern Arten liegt sein Ansatz am Humerus proximal in Nähe des *M. teres major*, auf dessen thorax-zugewandter Seite er bei Einrollung inseriert (*embrassement*), im anderen Falle bleibt er auf der thorax-abgewandten Seite liegen.

Eingerollter oder nicht eingerollter Verlauf müssen nicht unbedingt in gleicher Weise bei beiden Muskeln vorhanden sein. So zeigen sekundär gemischt kletternde Säugetiere oftmals Übergänge oder auch Mischungen der Verlaufsformen.

Die Einrollung der besprochenen Muskeln steht, wie schon A. Fick vermutete, in sinnvollem Zusammenhang mit ihrer Funktion. Da nämlich die Muskelfasern sich von ihrer größten Dehnungslänge (Erschlaffungsgröße) in situ etwa auf die Hälfte kontrahieren (*Weber-Ficksches Gesetz*), müssen für die weiten Exkursionsmöglichkeiten des Armes ihre Ansatzpunkte so liegen, wie wir sie bei der Einrollung tatsächlich vorfinden. Dies konnte ich durch Messungen am Menschen bestätigen. Sie zeigen, daß bei andersartigem Verlauf der Muskeln, besonders des Pectoralis, die Muskulatur bei der Abduktion überdehnt würde oder eine volle Abduktion nicht ausführen könnte (Kap. IV).

Durch die Einrollung der die Achselfalten unterlagernden Muskeln und ihren proximalen Ansatz wird außerdem eine Verengerung der Achselfalten begünstigt. Sie ist aber nicht als die eigentliche Bedeutung der Einrollung anzusehen, wie das Beispiel der Fledermaus zeigt, die trotz ihrer weit vorspringenden Flugfalten unter allen Tieren den proximalsten Ansatz des stark eingerollten Pectoralis zeigt (Kap. V).

Nebenbei konnte gezeigt werden, daß eine Windung des *M. latissimus dorsi* um den *M. teres major* nicht unbedingt mit einer Drehung auch des unwundenen Muskels verbunden sein muß, wie sie beim Menschen angetroffen wird (Kap. VII). — Die Stärke der Muskulatur entspricht beim *Pectoralis* erwartungsgemäß annähernd der mutmaßlichen Beanspruchung bei der Bewegung; so haben Tiere, die sich an ihren Oberarmen aufzuhängen pflegen, sowie solche, die damit graben oder fliegen, die stärksten Brustmuskeln. — Überraschenderweise können solche Beziehungen am *Latissimus dorsi* nicht festgestellt werden; er ist bei Tieren mit den unterschiedlichsten Lebensweisen annähernd gleich stark ausgebildet. Dabei ist noch zu beachten, daß die Stärke der Muskulatur auch recht beträchtliche individuelle Unterschiede zeigen kann. Vergleichend-anatomisch betrachtet sind die beiden hier erörterten Muskeln gerade beim Menschen auffallend schwach ausgebildet (s. Tab. 5, S. 224).

Innerhalb der einzelnen Ordnungen des auf stammesverwandtschaftlichen Zusammenhängen aufgestellten Systems finden wir manchmal nahestehende Arten, die sich in ihrer Bewegungsweise und damit in der Abduktionsfähigkeit der Oberarme, der Verlaufsform beider Muskeln und der Ansatzstelle des *Pectoralis* am Humerus voneinander unterscheiden. Daraus und besonders aus den Übergangs- und Mischformen der Muskeln bei sekundären Kletterern ist man wohl zu der Annahme berechtigt, daß Ansatz und Verlaufsform, wie wahrscheinlich auch der Ursprung der Muskulatur nicht streng phylogenetisch gebunden sind, sondern durch die jeweiligen funktionellen Bedürfnisse verändert werden können.

Schrifttum

- Abel, O.: *Palaeobiologie der Wirbeltiere*. Schweizerbarth, Stuttgart 1912. — Ärnäck-Christie-Linde, A.: *Morph. Jb.* **36** (1907) 463—515. — Ashley, K. G.: *Anat. Rec.* **113** (1952) 301—307. — Benninghoff, A.: *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*, Bd. 1, 3. Aufl. F. Lehmann, München-Berlin 1944. — Bischoff, Th. L. W. von: *Abh. d. math.-phys. Kl. d. königl. bayer. Akad. d. Wiss.*, 3. Abt., 10. Bd., S. 9 u. 208, 1870; 3. Abt., 13. Bd., S. 1—49, 1880. — Böker, H.: *Einführung in die Vergleichende Biologie und Anatomie der Wirbeltiere*, 1. Bd. G. Fischer, Jena 1935. — Böker, H., und R. Pfaff: *Morph. Jb.* **68** (1931) 496—540. — Braus, H.: *Anatomie des Menschen*, 1. Bd., 2. Aufl. (bearb. C. Elze). Springer, Berlin 1929. — Burne, H.: *Proc. Zool. Soc. London* (1901) 104—121. — Carlsson, A.: *Acta Zool.*

6 (1925) 269—305. — Champneys, F.: J. Anat. Phys. **6** (1872) Heft 1, 176—211. — Eisler, P.: Die Muskeln des Stammes. In: Bardeleben, Hdb. d. Anat. d. Menschen, 2. Bd., 2. Abt., 1. Teil. G. Fischer, Jena 1912; Erg. Anat. Entw.gesch. **24** (1923). — Ellenberger, W., und H. Baum: Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Paul Parey, Berlin 1891; Hdb. d. vergl. Anat. d. Haustiere, 11. Aufl. A. Hirschwald, Berlin 1906. — Elze, C.: Z. Anat. u. Entw.gesch. **106** (1937) 589—599. — Fick, A.: Moleschotts Untersuchungen **7** (1860) 251—264. — Fick, R.: Arch. Anat. Physiol. (1895) 1—96. — Ders.: Gelenk- und Muskelmechanik. In: Bardelebens Hdb. d. Anatomie, Bd. II, 1, II, S. 296 ff., 1920. — Freeman, A.: J. Anat. Phys. **20** (1886) 201—219. — Frohse, K., und M. Fränkel: Muskulatur des Armes. in: Bardeleben, Hdb. d. Anatomie d. Menschen, 2. Bd., 2. Abt., 2. Teil. G. Fischer, Jena 1908. — Fürbringer, M.: Jena. Z. Naturw. **7** (1873) 237—320. — Haack, K.: Vergleichende Untersuchungen über die Muskulatur der Gliedmaßen und des Stammes bei der Katze, dem Hasen und Kaninchen. Diss. Bern 1903. — Heberer, G.: Erg. Anat. u. Entw.gesch. **34** (1952) 499—637. — Hepburn, D.: J. Anat. Phys. **26** (1892) 152—186. — Hoepke, H.: Das Muskelspiel des Menschen, 3. Aufl. Piscator-Verlag, Stuttgart 1949. — Humphry, G. M.: J. Anat. Phys., Ser. 2, **3** (1870) 17—78. — Kleinschmidt, A.: Verh. Anat. Ges. Heidelberg, Anat. Anz. **98** (1951) Erg.-Heft 153—163. — Krieg, H.: Z. wiss. Biol., Abt. A, **18** (1950) 760—785. — Ders.: Zwischen Anden und Atlantik. C. Hanser, München 1948. — Kühlhorn, H.: Morph. Jb. **80** (1937) 629—660. — Kurz: Arch. Anat. (1918) 225—241. — Langer, C. von, und C. Toldt: Lehrbuch der systematischen und topographischen Anatomie, 9. Aufl. W. Braumüller, Wien u. Leipzig 1911. — Löhr, H.: Z. Säugetierkde. **13** (1938) 114—160. — Loth, E.: Anthropologie des parties molles. Mianowski-Warschau, Masson-Paris 1931. — Macalister, A.: Phil. Trans. R. Soc. London **162** (1872) 125—172; The Annals and Magazine of nat. hist. **5** (Ser. 4) (1870) 153—173. — McCormick, A.: J. Anat. Phys. **21** (1887) 103—137. — Martin, P.: Anatomie der Haustiere. Schickhardt u. Ebner, Stuttgart. 2. Bd., 1. Hälfte, 2. Aufl., 1914; 4. Bd., 2. Aufl., 1923; 3. Bd., 3. Aufl., 1938. — Meerwarth, H., und K. Soffel: Lebensbilder aus der Tierwelt Europas, Bd. 1, 9. Aufl., R. Voigtländer, Leipzig 1920. — Miall, L. C., und F. Greenwood: J. Anat. Phys. **12** (1878) 261—287. — Michaelis, P.: Arch. Anat. (1903) 205—256. — Mollison, Th.: Morph. Jb. **42** (1910) 79—304. — Mörike, K. D.: Anat. Anz. **99** (1952) Erg.-Heft 162—168. — Pagenstecher: Zool. Garten **8** (1867). — Panzer, W.: Z. Anat. u. Entw.gesch. **98** (1932) 147—198. — Parsons, F. G.: J. Anat. Phys. **32** (1898) 312—324; Proc. Zool. Soc. London (1898) 858—890. — Pfuhl, W.: Z. Anat. u. Entw.gesch. **56** (1937) 749—769. — Pira, A.: Morph. Jb. **46** (1913) 309—354. — Priemel, G.: Z. Morph. u. Ökol. Tiere **33** (1938) 1—52. — Reiser, E.: Vergleichende Untersuchungen über die Skelettmuskulatur von Hirsch, Reh, Schaf und Ziege. Diss. Berlin 1903. — Ribbing, L.: Die Muskeln und Nerven der Extremitäten. In: Bolck-Göppert-Kallius-Lubosch, Hdb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, Bd. 5. Urban u. Schwarzenberg, Berlin-Wien 1938. — Ruge, G.: Morph.

Jb. **33** (1905) 379—531; **48** (1914) 1—57; Z. angew. Anat. u. Konstitutionslehre **2** (1918) 231—284; Morph. Jb. **51** (1922) 141—146. — Saar, G.: Arch. Anat. (1903) 153—204. — Schäme, R.: Die Pirsch **3** (1951) 646—650. — Scharlau, B.: Z. Anat. u. Entw.gesch. **77** (1925) 187—211. — Schueck, Ad. C.: Morph. Jb. **45** (1913) 267—294. — Shepherd, F. J.: J. Anat. Phys. **18** (1884) 103—117. — Shiino, K.: Arch. Anat. (1913) Suppl. 1—88. — Sommer, A.: Jena. Z. Naturw. **42** (1906) 180. — Spalteholz, W.: Handatlas der Anatomie des Menschen, Bd. 2. Hirzel, Leipzig 1933. — Steinhausen: Med. Wschr. (1901) 539—541. Theile, F. W.: Nova Acta Leopold. (D) **46** (1884) Nr. 3, 133—472. — Tobler, L.: Morph. Jb. **30** (1902) 453—507. — Virchow, H.: Arch. Anat. Phys. (1914) 319—350. — Weber, E. F.: Ber. Verh. Königl. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Math.-physik. Kl. (1850) **63**. — Weber, M.: Die Säugetiere, 2. Aufl. G. Fischer, Jena, Bd. 1, 1927; Bd. 2, 1928. — Zuckerkandl, E. (-J. Tandler): S.-B. Kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., **119** (1910) (10) 469—558.

*Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut der Universität
Frankfurt am Main, Direktor: Prof. Dr. D. Starck¹*

Konstruktionsanalytische und experimentelle Untersuchungen an der Wand des Ureters und des Nierenbeckens bei Hund, Mensch und Schwein

Von

Lutwin Beck

Mit 17 Abbildungen im Text

(Eingegangen im April 1954)

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	239
II. Literaturübersicht	240
III. Material und Untersuchungsmethode	243
IV. Hauptteil	244
A. Eigene Befunde	244
1. Hund	244
2. Mensch	254
3. Schwein	264
B. Vergleich	266
V. Schluß und Zusammenfassung	271
VI. Literaturverzeichnis	271

¹ Ein Teil der Untersuchungen wurde im Department of Histology, State University of New York, College of Medicine in Syracuse, New York (Direktor Dr. Yntema) und dem Department of Pathology, St. Joseph Hospital in Syracuse, New York (Direktor Dr. H. Dick) ausgeführt.

Es sei mir gestattet, Herrn Prof. Dr. Starck, Herrn Dr. Yntema und Herrn Dr. Dick meinen besonderen Dank auszusprechen.

I. Einleitung

In den vergangenen Jahren brachten strukturanalytische Untersuchungen neue Einblicke in den Wandbau und das funktionelle Verhalten glattmuskulöser Hohlorgane.

Hier sind besonders die Untersuchungen von A. Benninghoff, K. Goerttler und seinen Mitarbeitern, von N. Nagel, H. v. Hayek, G. Petry, H. Schreiber und K. Kipfer zu nennen, die eingehende Studien an Uterus, Tube, Ductus deferens, Gallenblase, Ösophagus und den Blutgefäßen angestellt haben.

Auch das Nierenbecken und der Harnleiter vom Menschen wurden unter neuen Gesichtspunkten von W. Schneider und G. Steigleder untersucht. Dennoch sind hier manche Fragen, insbesondere die der Muskelstruktur bei verschiedenen Funktionszuständen offen geblieben.

Vergleiche über den Muskelaufbau der oberen harnableitenden Wege bei den Haustieren liegen bisher noch nicht vor, und die Angaben in der Literatur sind nur spärlich und zum Teil auch widersprechend.

Wir haben daher zuerst beim Hund die Muskulatur im Nierenbecken und im oberen Teil des Harnleiters auf ihren Verlauf und ihre Struktur hin untersucht. Darüber hinaus wurde versucht, auch experimentell Einblick in das funktionelle Verhalten zu erlangen. Es erschien uns ratsam, gerade beim Hund diese Untersuchungen vorzunehmen, wird doch dieses Tier zu Experimenten sehr oft herangezogen. Es erhebt sich dabei die Frage, inwieweit der Wandbau der oberen harnableitenden Wege beim Hund mit der beim Menschen vergleichbar ist.

Außer beim Hund haben wir die entsprechende Muskulatur auch beim Schwein untersucht, weil bekanntlich die Form des Nierenbeckens beim Schwein der des menschlichen Nierenbeckens sehr ähnlich ist. Es ist dabei zu klären, ob mit dem äußeren Übereinstimmen der Form auch der Wandbau der gleiche ist.

Angeregt durch neue Einzelheiten bei den Untersuchungen bei Hund und Schwein haben wir anschließend die Wand des Nierenbeckens und des Ureters beim Menschen mit den gleichen Methoden untersucht.

Das Ziel dieser Arbeit ist also, den Wandbau des Nierenbeckens und des Harnleiters bei Mensch, Hund und Schwein zu unter-

suchen und miteinander zu vergleichen. Gleichzeitig wollen wir zu einem besseren Verständnis des funktionellen Verhaltens der oberen harnableitenden Wege weiter beitragen.

II. Literaturübersicht

Schrifttum über die Haustiere

A. Dumont (1909) untersuchte bei einigen Haustieren das Nierenbecken. Danach zeigt die Muskulatur beim Hund schräg-, längs- und zirkulärverlaufende Züge. Am Übergang vom Nierenbecken zum Ureter sollen die Muskelbündel stärker entwickelt sein und einen Sphinkter bilden. — Beim Schwein fand der Autor im unteren Teil des Nierenbeckens innere Längs-, mittlere Quer- und äußere Längsmuskulatur, die in Faseraustausch miteinander stehen. In den Kelchen seien die Muskelbündel fast kreisförmig angeordnet und besonders an der Papillenbasis stärker ausgebildet.

H. Haebeler (1922) schreibt, daß beim Hund die Muskulatur im unteren Teil des Nierenbeckens aus schräg- und längsverlaufenden Muskelbündeln besteht, im mittleren Teil quer- und längsgerichtete Züge vorherrschen und im oberen Teil nur noch Längsmuskulatur vorhanden ist. Diesen Untersuchungen zufolge besitzt die Wand der Nierenbeckenkelche beim Schwein teils Ring- teils Längsmuskulatur. In Höhe der Umschlagstelle des Kelchepithels auf die Nierenpapillen sollen die Muskelbündel ringförmig verlaufen und, weniger deutlich als beim Menschen, einen Sphinkter Papillae bilden.

J. Tereg (1911) findet am Nierenbecken der Haustiere eine innere längsgerichtete, mittlere zirkuläre und äußere dünne längsgerichtete Muskelschicht, wobei beim Schwein die mittleren zirkulären Muskelbündel einen Ringmuskel um die Nierenpapille bilden.

W. v. Möllendorff (1930) berichtet nach Angaben von Tereg, daß bei Schaf, Hund und Katze, im Gegensatz zu Schwein und Rind, der Abschluß des Nierenbeckens zum Ureter durch einen deutlichen Ringmuskel gekennzeichnet ist.

Nach A. Trautmann (1941) besteht bei Rind und Schwein an der Papillenbasis eine sphinkterartige Ringfaserschicht. Bei den anderen Haussäugetieren soll eine ähnliche Ringmuskulatur auch am Übergang des Nierenbeckens in den Ureter vorkommen.

G. Petri (1950) untersuchte bei zwei Kälbern den unteren Teil des Ureters im Zusammenhang mit der Blasenmuskulatur. Danach zeigen im Ureter die Muskelspiralen blasenwärts steilere Verlaufsrichtung als nierenbeckenwärts. Der Autor stimmt im übrigen mit der Muskelanordnung, wie sie Schneider und Steigleder für den Menschen beschrieben haben, überein.

Über die Muskulatur der harnableitenden Wege des Menschen liegt naturgemäß ein umfangreicheres Schrifttum vor. Wir verweisen auf die ausführliche, chronologisch angeordnete Literaturübersicht bei

W. Schneider und auf das Schrifttum über die Nierenbeckenausgangsmuskulatur bei G. Steigleder hin. Wir geben in der folgenden Literaturangabe nur das Wesentliche wieder unter besonderer Berücksichtigung der Kelchmuskulatur.

Nach J. Henle (1866) besteht die Muskulatur des Ureters beim Menschen aus einer äußeren Ring- und inneren Längsmuskelschicht, wobei die Längsmuskulatur an der Papillenbasis nicht mehr nachzuweisen ist. Die Ringmuskelfzüge hingegen sollen an der Papillenbasis auf die Nierenpapillen einen Druck ausüben, der zur Entleerung des Harns beiträgt.

H. Disse (1901) findet in der Nierenbeckenmuskulatur äußere Längs-, mittlere Quer- und innere Längsmuskelfzüge, die ein zusammenhängendes Geflecht bilden. Er betont aber, daß bei den Säugetieren sonst meist andere Verhältnisse vorliegen. Beim Menschen kommt in den Nierenbeckenkelchen außer dem von Henle an der Papillenbasis beschriebenen Ringmuskel ein ähnlicher in Höhe der Papillenspitze vor, der das Lumen an der Einmündung in die großen Nierenbeckenkelche verengen, möglicherweise verschließen kann.

H. Haebeler (1922) bestätigt das Vorhandensein der von Henle und Disse beschriebenen Muskeln und bezeichnet den ersteren Sphinkter Papillae superior oder Austreibemuskel, den letzteren Sphinkter Papillae inferior oder Abwehrmuskel.

W. Schneider (1939) lehnt einen dreischichtigen Muskelaufbau für Ureter und Nierenbecken ab. Die Muskulatur bestehe vielmehr aus Muskelspiralen, die in der Außenzone ein längsgerichtetes Maschenwerk bilden, dessen Spiralzüge unter Abnahme des Steigungswinkels in der Mitte der Muskelschicht flacher und ganz innen wieder steiler gerichtet verlaufen. Danach bilden die eigentliche Verflechtungszone die Muskelspiralen der mittleren Verlaufsrichtung. Die von Henle und Disse beschriebenen Ringmuskeln in den kleinen Nierenbeckenkelchen werden als besondere Anhäufung von Muskelfasern der mittleren Spiralzone angesehen.

Nach G. Steigleder (1949) bildet die räumliche Durchflechtungszone der Muskelspiralen die Grundstruktur für den Muskelaufbau im Nierenbecken und im Ureter. Untersuchungen über die Muskelanordnung am Nierenbeckenausgang ergaben, daß kein echter Sphinkter vorhanden sei, dennoch aber könne durch die weite Verschiebungsmöglichkeit der Muskelspiralen untereinander das Nierenbecken vom Ureter funktionell abgeschlossen werden.

M. Carrando und G. Del'Adamo (1950) lehnen ebenfalls einen schichtweisen Muskelaufbau ab. Die Muskelbündel sollen vielmehr in unterschiedlichem Steigungswinkel verlaufen, sich verflechten und im Längsschnitt dem Bild eines Fischgrätenmusters ähnlich sehen.

W. v. Möllendorff (1930) schreibt, daß die Muskulatur im Nierenbecken aus einer Ringmuskellage bestehe, von der längsverlaufende Muskelbündel in großer Zahl nach innen umbiegen. Im Ureter hingegen seien in den inneren Lagen mehr Längsbündel, in den äußeren vorwiegend mehr Kreisbündel zu finden.

Über die Gefäßäste wird berichtet, daß sie von der Adventitia schräg durch die Muskelschicht zu dem Gefäßplexus des subepithelialen Bindegewebes hindurchdringen.

Über die Beförderung des Urins im Nierenbecken und im Ureter finden sich im urologischen, physiologischen und röntgenologischen Schrifttum zahlreiche Arbeiten. Wir beschränken uns auf wesentliche Hinweise, die in Beziehung zu unserer Arbeit stehen.

Th. W. Engelmann (1869) führte die ersten systematischen Untersuchungen über Ureterperistaltik durch.

W. F. Wassink (1921) beobachtete an einer exstirpierten hydro-nephrotischen Menschenniere peristaltische Bewegungen in den Nierenbeckenkelchen.

H. Haebeler (1922) sah an nephrotomierten Katzennieren in den Nierenbeckenkelchen regenwurmartige zirkuläre Kontraktionen, die mechanisch die Entleerung des Harns in den Nierenpapillen fördern sollen.

M. Westenhöfer (1924) stützt sich auf Angaben von Henle und ist auf Grund klinischer und pathophysiologischer Beobachtungen der Ansicht, daß durch rhythmische Kontraktionen der Nierenbeckenmuskulatur der Harn aus den Sammelröhrchen der Nierenpapille ausgemolken wird.

Nach A. Adler (1929) besitzt das Nierenbecken die Funktion, zuerst eine kleine Menge Harn zu sammeln, die dann stoßweise durch peristaltische Bewegungen des Nierenbeckens und des Ureters in die Blase befördert wird.

R. Herbst und P. Merio (1937) sowie H. J. Lauber und F. Scherer (1940) fanden bei intravenösen pyelographischen Untersuchungen keinen Anhaltspunkt für eine mechanische Entleerung im Sinne einer Ausmolkung.

Die Muskulatur am Ausgang der kleinen Nierenbeckenkelche soll aber den subpapillären Raum abschließen können. Peristaltische Bewegungen in den großen Kelchen wurden nicht beobachtet.

Nach F. Fuchs (1933) besteht die Aufgabe der kleinen Nierenbeckenkelche darin, den Harn aus der zugehörigen Nierenpapille aufzunehmen und nach Überschreiten des Kelchfassungsvermögens rhythmisch in die großen Kelche zu entleeren. Bei den Untersuchungen über das weitere funktionelle Verhalten der oberen Harnwege zeigte sich bei der Beförderung des Urins, daß in der Arbeitsweise bei Mensch und Hund wesentliche Organisationsunterschiede bestehen. So soll beim Menschen bei mittlerer und starker Diurese und gleichzeitiger Zunahme der Blasenfüllung die erhöhte Leistung der Muskulatur durch Weitstellung des Ureterlumens erreicht werden. Beim Hund hingegen konnte der Autor eine ähnliche Weitstellung unter den gleichen Versuchsbedingungen nicht feststellen. Die Uretermuskulatur beim Hund soll danach trotz des gleichbleibend engen Ureterlumens auch bei größerer Belastung den notwendigen peristaltischen Druck aufbringen können.

Im Schrifttum über die Muskulatur an anderen Hohlorganen liegen neuere Ergebnisse vor, die wertvolle Hinweise und Vergleiche für unsere Arbeit bieten.

Nach K. Goerttler (1934) zeigen im Ductus deferens die Muskelspiralen drei typische Verlaufsrichtungen, nämlich eine äußere Längs-, mittlere Ring- und innere Längsrichtung, wobei das Außenende aller Spiralen immer weiter blasenwärts liegt als das innere Endstück (polare Differenzierung). Ein peristaltischer Vorgang liegt beim Ductus deferens nicht vor. Der Effekt der Muskelkontraktion soll vom Steigungswinkel der Muskelspiralen abhängen. Liegt der Winkel über 45 Grad, so soll eine Erweiterung des Rohrdurchmessers unter gleichzeitiger Verkürzung seiner Gesamtlänge erfolgen; ist der Winkel kleiner als 45 Grad, so soll eine lumenverengende Wirkung eintreten.

A. Benninghoff (1927 und 1928) bezeichnet die Muskulatur und das Bindegewebe, die in engem funktionellem Zusammenhang stehen, als muskulös-elastisches System.

K. Goerttler (1953, H. Fischer (1951) und A. v. Kügelgen (1951) führten strukturanalytische und funktionelle Untersuchungen an der Wand von Arterien und Venen aus. Die Nabelschnurarterie wurde dabei von H. v. Hayek (1936) und H. Gänshirt (1951) besonders ausführlich untersucht. Dabei konnte Hayek zeigen, wie eine starke Lumenverengung bei einer verhältnismäßig geringen Faserverkürzung vonstatten gehen kann. Goerttler verglich den Wandbau der Nabelschnurarterie mit dem des Ductus deferens und stellte dabei fest, daß durch die unterschiedliche Verteilung und Anordnung von Bindegewebe und Muskulatur die Wand des Ductus deferens auf eine Längsraffung, die der Nabelschnurarterie auf eine radiäre Umstellung eingerichtet ist.

III. Material und Untersuchungsmethode

Unsere eigenen Untersuchungen wurden an folgendem Material durchgeführt:

- 28 Nieren von Hunden,
- 12 Nieren vom Menschen¹⁾,
- 10 Nieren von Schweinen,
- 4 Nieren von Katzen.

Die Verlaufsrichtung und die räumliche Anordnung der Muskulatur wurden nach besonderer Färbung des Muskelgewebes mittels des stereoskopischen Präpariermikroskops gefunden. Zur Bestätigung der präpariermikroskopischen Ergebnisse wurden systemgerechte histologische Schnittserien angefertigt, die auch den genauen Zusammenhang des Bindegewebes mit der Muskulatur erkennen ließen.

¹⁾ Diese wurden uns vom Dr. Senckenbergischen Pathologischen Institut der Universität Frankfurt/Main (Prof. Dr. Lauche) und dem Department of Pathology, St. Joseph's Hospital, Syracuse, New York, USA (Dr. H. J. Dick), freundlicherweise zur Verfügung gestellt.

Bei den anfänglichen Untersuchungen wurden die Präparate zur lupenpräparatorischen Bearbeitung in Pikrinsäure fixiert und anschließend in einem van Gieson-Gemisch mit einem Zusatz von Säurefuchsin gefärbt. Bei dieser Art der Färbung konnte allerdings eine genügend deutliche Trennung von Bindegewebe und Muskulatur nicht erreicht werden. Wir versuchten daraufhin, die Totalpräparate mit Säurealizarin zu färben und verwandten dazu eine Farblösung, die mit 10 g Aluminiumsulfat und 0,5 g Säurealizarinblau auf 400 ccm destilliertes Wasser hergestellt wird. Diese Färbemethode hat sich bei uns sehr gut bewährt und kam bei den weiteren Untersuchungen ausschließlich zur Anwendung.

Die lebensfrisch in 5 % Formol fixierten Präparate wurden aufgeschnitten, mit Messingstecknadeln auf eine Gummiplate aufgesteckt und je nach der Dicke des Präparates ein bis zwei Tage in dieser Farblösung belassen. Nach kurzem Wässern erscheint die Muskulatur in dunkelroter Farbe und hebt sich kontraststark von dem nichtgefärbten Binde- und Fettgewebe ab. Die Präparate können drei bis vier Monate in solcher Farblösung aufbewahrt werden. Die Bildung von Schimmel wird durch geringen Zusatz von Formol verhindert.

Das Material für histologische Schnitte wurde in Formol-Alkohol oder Bouin fixiert und in Paraffin eingebettet. Schnittserien aus systemgerechten Flachschnitten sowie Querschnitte wurden angefertigt und nach Petersen-Neubert, van Gieson-Resorcin-Fuchsin oder Kongorot-Resorcin-Fuchsin gefärbt. Die Schnittdicke belief sich je nach der angewandten Färbung und dem zu untersuchenden Organabschnitt zwischen 10 μ und 60 μ .

IV. Hauptteil

A. Eigene Befunde

1. Hund

Die Niere beim Hund besitzt eine leistenförmige, kammartig ausgezogene Nierenpapille, die tief in das Nierenbecken hineinreicht. Das Nierenbecken ist der Form der Nierenpapille angepaßt und in seiner äußeren Gestalt scharf von dem Ureter abgrenzbar. Nierenbecken und Ureter sind in lockeres Binde- und Fettgewebe eingebettet. Auf diese Weise stehen sie in elastischer Verbindung zu dem benachbarten Gewebe, die für die Eigenbewegung des

Ureters bei der Ureterperistaltik von großer mechanischer Bedeutung ist. An der Einmündung der Blase hingegen ist der Ureter durch den kontinuierlichen Übergang seines Muskel- und Bindegewebes in die Blasenwand in seiner Lage fixiert. Auf diesen Teil des Harnleiters gehen wir in dieser Arbeit nicht ein. Er wurde von G. Petri (1950) genauer untersucht.

Bei der präpariermikroskopischen Bearbeitung des Harnleiters von außen her findet sich zunächst lockeres Fett- und Bindegewebe. Die kollagenen Fasern verlaufen unregelmäßig meist in Längsrichtung mit dem Ureter. Weiter nach innen werden die Bindegewebsfasern zur Muskulatur hin dichter und das Fettgewebe wird immer spärlicher. Das Bindegewebe läßt sich verhältnismäßig leicht von der Muskelschicht abpräparieren. Dabei sieht man, wie von dem längsgerichteten Bindegewebe querverlaufende Fasern abscheren und zwischen den Muskelbündeln in die Tiefe verlaufen. Bei stärkerer Vergrößerung lassen sich am Übergang vom Bindegewebe zur Muskelschicht dünne Muskelfasern finden, die in auf- und absteigender Richtung von der Muskelschicht in die Bindegewebschicht verlaufen und sich dort verankern. Ihre Verlaufsrichtung ist verhältnismäßig steil und der der längsverlaufenden Bindegewebszüge angepaßt. An histologischen Schnitten findet sich in diesem Bereich des Übergangs von Bindegewebe und Muskulatur ein reiches Netz elastischer Fasern und zahlreiche elastische Endsehen.

Bei der genaueren Analyse der Muskulatur selbst stellt man in der Außenzone relativ dicke Bündel fest, die gegen die Schleimhaut nach innen allmählich dünner werden. Die Muskelzüge liegen eng geschlossen beieinander, verlaufen schräg auf- und abwärts und verflechten sich untereinander (Abb. 1 und 2). Nachdem die außenliegenden dickeren Muskelbündel abpräpariert sind, finden sich darunter andere Muskelzüge mit entgegengesetzter Verlaufsrichtung. Näher zum Ureterlumen hin teilen sich die Muskelzüge in dünnere Muskelbündel auf. Diese zeigen generell eine steilere Verlaufsrichtung als die außenliegenden dickeren Muskelbündel. Die Muskelzüge sind in ihrem Verlauf mit einer aus der Ebene herausgezogenen Uhrfeder oder, analog einem Vergleich von v. Hayek, mit den Windungen des Gehäuses einer Weinbergsschnecke zu vergleichen. Die Verlaufsform der Muskelzüge kann daher auch als Schneckenlinie bezeichnet werden.

Die Muskelzüge ergeben in ihrem Zusammenhang folgendes

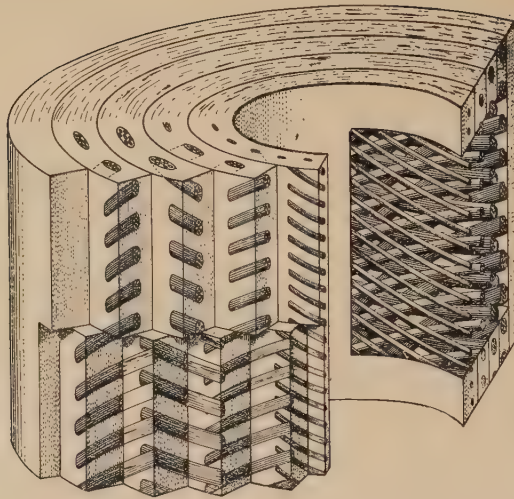


Abb. 1. Schema über den Verlauf der Muskelzüge im Ureter beim Hund. Die verschiedene Verlaufsrichtung der oberflächlich und tiefer gelegenen Muskelbündel ist in einzelnen Stufen und Kreisen gezeichnet, wobei die Muskelabschnitte nach außen zur Adventitia und nach innen zur Mucosa nicht dargestellt wurden. Ebenso ist der Einbau der Muskulatur in das Bindegewebe nicht berücksichtigt. Die einzelnen Stufen in dem Schema dienen der klaren Übersicht und sollen nicht den Eindruck voneinander getrennter Schichten vermitteln



Abb. 2. Ausschnitt aus der oberflächlich gelegenen Muskulatur des Ureters beim Hund nach Abpräparieren der Adventitia. Der Ureter, vor dem Übergang zum Nierenbecken, ist aufgeschnitten, flach ausgebreitet und wurde von außen präpariert. Aufsicht bei schräg auffallendem Licht.
20fache Vergr.

Bild: Sie beginnen im subepithelialen Bindegewebe in auf- und absteigender Richtung zunächst als schmale Fasern, vereinigen sich zu dickeren Muskelbündeln und verlaufen spiralig nach außen zur Adventitia. Hier verbinden sich die aus entgegen-

gesetzter Richtung kommenden auf- und absteigenden Muskelbündel zu einem fortlaufenden System. Es besteht also ein kontinuierlicher Zusammenhang von Muskelfasern, die vom subepithelialen Bindegewebe nach außen zur Adventitia und wieder nach innen zurück verlaufen. Außer dieser beschriebenen Anordnung gehen, wie bereits ausgeführt, nur verhältnismäßig wenige dünne Muskelbündel nach außen in das Bindegewebe der Adventitia über (Abb. 3).

Diese Art der Muskelanordnung in einem glattmuskulösen Hohlorgan wurde von A. Benninghoff (1927) bei den Untersuchungen über das Endocard zum ersten Mal beschrieben, ohne sie jedoch auf das Herz oder ein anderes Organ speziell zu beziehen.

Nach Untersuchungen von Goerttler, v. Hayek, Gänshirt, Horstmann und Kipfer ist die von uns für den Ureter beschriebene Muskelstruktur am Ductus deferens, der Arteria umbilicalis und der Tube nicht zu finden.

Die polare Anordnung der Muskulatur, wie sie Goerttler für den menschlichen Ductus deferens und die Arteria umbilicalis beschreibt, wird von H. Fischer als zweidimensional angesehen und als Bauprinzip I einer in einem Hohlorgan möglichen Muskelkonstruktion erklärt. Beim Ureter des Hundes hingegen (und auch bei Mensch und Schwein, wie noch ausgeführt wird), weisen die Muskelbündel lediglich die gleiche Verdrillung auf. Ihre Verlaufsrichtung kann daher nur als eindimensional-polar angesehen werden, was von H. Fischer als Bauprinzip II einer polaren Muskelkonstruktion angegeben wird.

Fischer schreibt zum Bauprinzip II:

„Die von oben außen nach unten innen und die von oben innen nach unten außen ziehenden Fasern zeigen in einer Dimension des Raumes ein identisches Verhalten, sie weisen die gleiche Verdrillung auf. Die Fasern sind in der Zirkulärschicht ‚polar‘ angeordnet. Die Außen- und Innenenden der Faserbänder können infolge der gleichen Verdrillung zwanglos miteinander verbunden werden (Durchlaufende Konstruktionseinheit)“.

Dieses Prinzip durchlaufender Konstruktionseinheiten erscheint uns gerade für den Ureter des Hundes ein charakteristisches Merkmal zu sein.

Das Bindegewebe zwischen Epithel und Muskulatur läßt sich in zwei ineinander übergehende Abschnitte unterteilen: 1. Ein direkt unter dem Epithel liegendes dichtes Bindegewebe, das aus

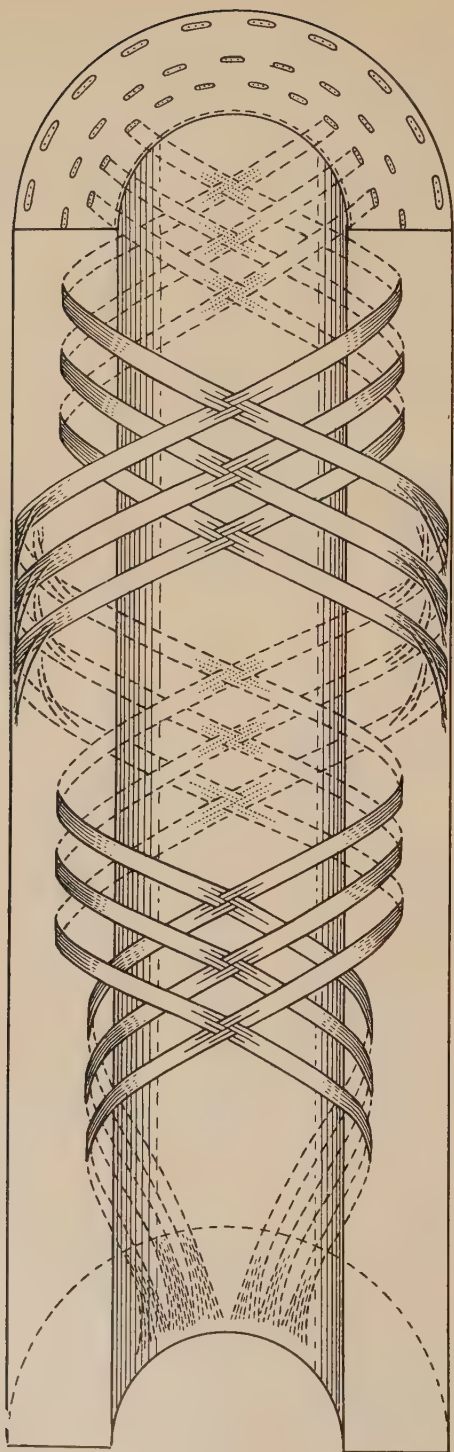


Abb. 3. Übersichtsschema über den zusammenhängenden Verlauf der auf- und absteigenden Muskelzüge zu einer fortlaufenden Kontraktionseinheit. Einzelne schmale Muskelfasern verlassen die Muskelbündel außen und verankern sich in der Adventitia. (Ureter Hund)

derben unregelmäßig längs- und zirkulärverlaufenden kollagenen Fasern besteht und am kontrahierten Ureter die längsverlaufenden Schleimhautfalten ausfüllt; 2. Ein sich diesem nach außen anschließender Bereich lockeren Bindegewebes, in dem die Muskelbündel sich aufsplittern und in schmalen Fasern endigen. An histologischen Schnitten findet sich gerade hier ein reiches Netz elastischer Fasern. Elastische Endsehnen konnten wir in diesem Bereich ebenfalls nachweisen. In der eigentlichen Muskelschicht ist das Bindegewebe zwischen den Muskelbündeln nur spärlich ausgebildet, und elastische Endsehnen haben wir hier nicht beobachten können.

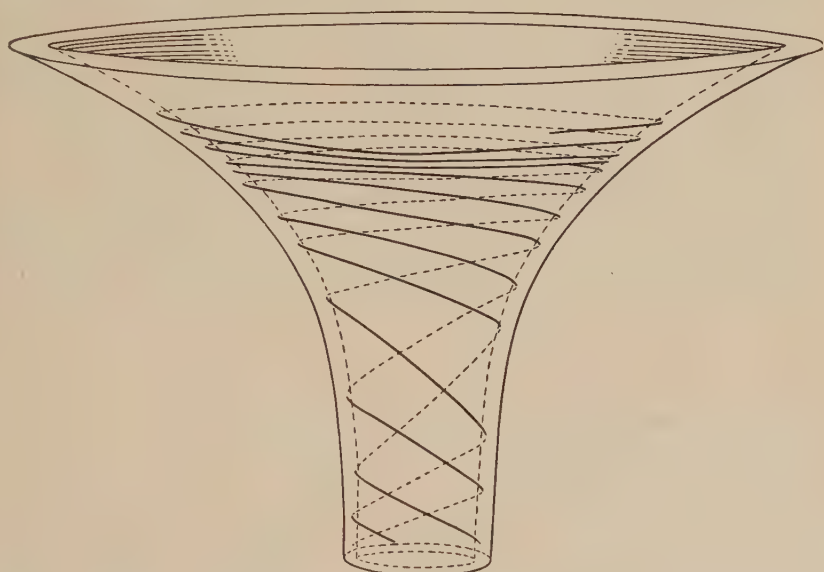
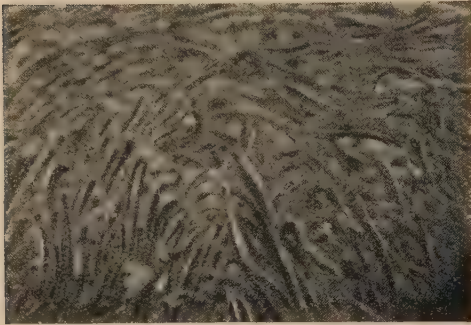


Abb. 4. Schematische Übersicht über die Verlaufsrichtung und den Steigungswinkel der Muskelbündel im Nierenbecken beim Hund

Die Muskulatur des Ureters geht kontinuierlich in die des Nierenbeckens über und zeigt prinzipiell den gleichen Aufbau. Der Steigungswinkel der Muskelspiralen wird aber vom Ureter zum Nierenbecken allmählich kleiner, so daß die Muskelzüge im Nierenbecken fast ringförmig verlaufen (Abb. 4, 5 a und 5 b). Die Muskulatur nimmt an Stärke zur Nierenpapillenbasis hin allmählich ab, ist aber bis an die Umschlagstelle des Nierenbeckenepithels auf die Nierenpapille zu verfolgen. Das Bindegewebe der Adventitia und das der Schleimhaut verläuft teilweise mit

den großen Nierengefäßen (*Arteriae interlobares*) bis zur Markrindengrenze. Schmale Muskelbündel biegen ähnlich wie im Ureter aus den zirkulär verlaufenden Muskelzügen nahe der Schleimhaut in eine mehr steilgerichtete Verlaufsform um und verankern sich im subepithelialen Bindegewebe.

Die Schleimhaut im Nierenbecken ist im Gegensatz zu der im Ureter fast glatt und zeigt makroskopisch keine Falten. An histologischen Schnitten lassen sich in der Schleimhaut elastische



5 a



5 b

Abb. 5 a und 5 b. Ausschnitt aus der oberflächlich gelegenen Muskulatur beim Hund. 5 a am Übergang vom Ureter zum Nierenbecken. Der Steigungswinkel wird nach oben hin immer flacher. — 5 b. im Nierenbecken: Die Muskelbündel zeigen eine flache Verlaufsrichtung. Das Nierenbecken und der Ureter eines Hundes wurden aufgeschnitten, flach ausgebreitet und von außen das Bindegewebe abpräpariert. Aufsicht im schräg auffallenden Licht. 20fache Vergr.

Fasern und elastische Endsehnen feststellen. Das Bindegewebe der Adventitia zeigt, wie im Ureter, meist längsgerichtete kollagene Fasern und nahe der Muskulatur auch elastische Fasern. Nach außen hin lockert sich das Bindegewebe der Adventitia mehr und mehr auf und geht in das Fettgewebe des Nierenhilus über.

Die Muskeldicke im Ureter läßt sich an Querschnitten gut vergleichen. Die geschlossene Muskelschicht im Ureter ist an manchen Präparaten am Übergang zum Nierenbecken besonders stark ausgebildet, ohne daß ein echter Sphinkter vorliegt. Im Nierenbecken ist die Muskulatur zwar dünner als im Ureter, dennoch erscheint sie bis in die Mitte des Nierenbeckens relativ kräftig ausgebildet.

Vergleichende Untersuchungen an der Katze haben für die Anordnung und den Verlauf der Muskulatur ähnliche Verhältnisse

ergeben wie beim Hund. Die präpariermikroskopischen Untersuchungen waren allerdings wegen der viel kleineren Dimensionen nicht in gleichem Maße auszuführen. Im Unterschied zum Hund aber hört bei der Katze die Muskulatur im Nierenbecken bereits im oberen Drittel auf und reicht nicht bis an die Umschlagstelle des Nierenbeckenepithels auf die Nierenpapille.

Um einen tieferen Einblick in die Anordnung der Muskelspiralen und den weitgehenden Änderungsmöglichkeiten ihrer Verlaufsrichtung zu erhalten, wurden am Ureter verschiedene Experimente ausgeführt, die mit entsprechender Kritik später auch Rückschlüsse auf die Ureterperistaltik erlauben.

Wird der frische Ureter in die Länge gezogen und in dieser Lage fixiert, so nehmen die Muskelspiralen außen und innen eine steilere Verlaufsrichtung ein. Im histologischen Schnittpräparat könnte man dabei zur Auffassung gelangen, als handele es sich um äußere Längs-, mittlere Zirkulär- und innere Längsmuskulatur, wie es von früheren Autoren angegeben wurde.

Wenn das freie Ureterende eines lebensfrischen Organs abgebunden und dann unter Druck Fixationsflüssigkeit in das Nierenbecken eingespritzt wird, so dehnt sich die Ureterwand gleichmäßig nach außen. Der innere Durchmesser weitet sich dabei bis zum Verstreichen der Schleimhautfalten. Die Muskelspiralen im Ureter nehmen dabei eine flache Verlaufsrichtung an. Gleichzeitig nimmt der Ureter aber in seiner Länge ab. Diesbezügliche Untersuchungen an der Katze ergaben die gleichen Befunde. Im Nierenbecken konnte eine wesentliche Änderung in der Verlaufsrichtung nicht festgestellt werden.

Um das Zusammenwirken von Bindegewebe und Muskulatur näher zu untersuchen, wurden drei Hunde in Äthernarkose laparotomiert und die Länge des Ureters vom Nierenbecken bis zur Einmündung in die Blase gemessen. Daraufhin wurde der Ureter einer Niere an dem Eintritt in die Blase abgeschnitten. Nach 25 Minuten wurde seine Länge in situ nochmals gemessen und dabei festgestellt, daß er sich um 20 % seiner ursprünglichen Länge verkürzt hatte. Nachdem die Nierengefäße abgebunden worden waren, wurde die Niere mit dem Ureter herausgenommen, die Niere auf eine längliche Gummipatte aufgesteckt und mit freischwebendem Ureter senkrecht in eine Lösung von Bariumchlorid (1:10000) gestellt. Nach der Exstirpation dieser Niere wurde dem Tier 0,05 g Papaverinum hydrochloricum i. v. gespritzt. Dadurch wurde der Tonus der glatten Muskulatur herabgesetzt, was sich an der eintretenden Dilatation der Blutgefäße beobachten ließ. Der in situ verbliebene Ureter wurde, wie im ersten Fall, zunächst in seiner Länge gemessen, dann von der Blase abgeschnitten und nach 25 Minuten wieder gemessen. Trotz des herabgesetzten Tonus verkürzte sich auch dieser Ureter um fast den gleichen Betrag. Niere und Ureter wurden dann herausgenommen und, in der gleichen Anordnung wie zuvor, anstatt in BaCl jetzt in Chloralhydrat gestellt. Dabei wurde beobachtet, daß

der Ureter unter der Bariumchlorideinwirkung ein engeres Lumen zeigte als der Ureter, der sich in der Chloralhydratlösung befand. Eine Verlängerung oder Verkürzung der Ureter durch Einwirkung der beiden verschiedenen Lösungen konnte aber nicht gefunden werden. Auf Grund der gleichen Längendifferenzen beider Harnleiter nach der Abtrennung von der Blase ist zu vermuten, daß die Verkürzung weniger durch die Muskulatur, als durch die elastischen Fasern bedingt sein muß, andernfalls hätte wohl der Ureter nach Einwirkung von Papaverin eine geringere Verkürzung aufgewiesen.

Die Präparate wurden nach Fixation in 5% Formol histologisch und luppenpräparatorisch untersucht. Dabei ergab sich, daß der Steigungswinkel der Muskelspiralen bei den Präparaten, auf die Bariumchloridlösung eingewirkt hatte, untereinander variierte, und ein Vergleich mit den Präparaten, die in Chloralhydratlösung standen, keine eindeutigen Befunde ergaben. Dies kann möglicherweise mit den Veränderungen zusammenhängen, die mit der Fixation einhergehen.

Aus den dargelegten Versuchen ist zu ersehen, daß durch das Zusammenwirken der Muskulatur mit dem kollagenen und elastischen Bindegewebes den Muskelzügen eine weitgehende Umlagerung möglich ist. Der Steigungswinkel war bei den von uns untersuchten Präparaten im Ureter sehr verschieden. Seine exakte Bestimmung ist daher so erschwert, weil jegliche Einwirkung, sei es mechanischer oder chemischer Art, die Verlaufsrichtung der Muskelspiralen ändern kann. Auf Grund vergleichender Untersuchungen an zahlreichen Präparaten können wir daher nur einen Durchschnittswert für den Steigungswinkel angeben; er beträgt in der Mitte der Muskelschicht für einen in Ruhe befindlichen Ureter ungefähr 45° .

Im Nierenbecken ist der Steigungswinkel bei allen Präparaten einheitlich kleiner als 45° . Die Muskelbündel zeigen mit Ausnahme der schleimhautnahen Fasern eine fast kreisförmige Verlaufsrichtung, die auch unter verschiedenen Versuchsbedingungen sich für uns nicht feststellbar beeinflussen ließen.

Bei der Ureterperistaltik ist der Verlauf der Muskelbündel direkt nur schwer zu bestimmen, weil der peristaltische Vorgang den Ureter immer nur auf einen kleinen Bereich und für eine kurze Zeit erfaßt und die histologischen Untersuchungen am fixierten Material nur teilweise zur Erklärung herangezogen werden können. Alle Erklärungen bleiben daher solange hypothetisch, bis sie durch das Experiment im einzelnen bestätigt werden können.

Die bisherigen experimentellen Untersuchungen wurden meist an Hunden, Katzen oder Kaninchen ausgeführt. Dabei wurde unter anderem festgestellt, daß die Ureterperistaltik von der Temperatur, der Durchblutung der Niere, der abgesonderten Harnmenge und dem autonomen Nervensystem abhängig ist (H. A. Kelly und C. F. Burmann). Auch wir konnten peristaltische Bewegungen sehr eindrucksvoll an einem unter Äthernarkose laparotomierten Hund feststellen, dessen Ureter zur Erschwerung des Harnabflusses in die Blase im unteren Verlaufs-drittel eingeschnürt wurde. Nach Injektion einer geringen Menge körperwarmer physiologischer Kochsalzlösung in das Nierenbecken setzten lebhaftere peristaltische Bewegungen ein, die vom Nierenbecken aus wie eine Welle über den Ureter blasenwärts verliefen. Ein Harnleiterabschnitt nach dem anderen kontrahierte sich auf eine Länge von 5 bis 10 mm und schob dabei eine kleine Harnmenge vor sich her, wodurch der Ureter distal des kontrahierten Abschnittes auf eine Länge von etwa 10 mm erweitert war ¹⁾.

Nach du Bois Reymond ist es für eine einsinnige blasenwärtsgerichtete Weiterbeförderung des Harns notwendig, daß sich der Harnleiter bis zum völligen Abschluß der Rohrlichtung zusammenzieht. Dieser Verschluß ist beim Ureter mechanisch verhältnismäßig leicht möglich, weil in der Schleimhaut sich ein reicher Gefäßplexus befindet und die Schleimhautfalten sich dadurch polsterartig aneinander legen können.

Wie bereits erwähnt, muß bei der Ureterperistaltik distal des kontrahierten Abschnittes der Harnleiter zur Aufnahme der Harnspindel sich in fortlaufender Folge erweitern. Dieser Vorgang der Weitstellung kann einmal passiv durch den Druck des blasenwärts geschobenen Harns selbst erfolgen. In diesem Fall müssen die Muskelspiralen von Beginn der Dilatation an eine flache Verlaufsrichtung einnehmen, wie es unsere Präparate zeigten, die unter erhöhtem Flüssigkeitsinnendruck fixiert wurden. Durch die mehr ringförmige Verlaufsrichtung erhalten die Muskelbündel dann gleichzeitig eine optimale Ausgangsstellung, wenn bei der blasenwärts sich fortsetzenden Ureterperistaltik der zunächst erweiterte Teil des Harnleiters sich kontrahieren muß.

¹⁾ Vgl. dazu auch den Lehrfilm „Die Beförderung des Harns aus dem Nierenbecken in die Blase beim Kaninchen“, Krzywanek, Berlin, vetr. physiol. Institut.

K. Goerttler (1934) hat bei den Untersuchungen am Ductus deferens, dessen Beförderungsmechanismus allerdings von dem des Ureters grundverschieden ist, gezeigt, daß ein Muskelrohr sich auch aktiv erweitern kann, wenn die Muskelzüge einen Steigungswinkel von über 45° zeigen. Die Muskelbündel müssen dann beim Ductus deferens nach der aktiven Erweiterung einen Steigungswinkel unter 45° einnehmen, damit bei der Kontraktion eine Verengung des Lumens eintreten kann. In Anlehnung an diese Untersuchungen und die Ausführungen von H. Fischer (1951) kann für den Ureter immerhin die Möglichkeit bestehen, daß distal des kontrahierten Harnleiterabschnittes der Ureter sich ebenfalls durch Steilstellung der Muskelspiralen auch aktiv zur Aufnahme der Harnspindel erweitern könnte. In diesem Fall muß allerdings der erweiterte Harnleiterabschnitt seine Muskelbündel zu der sich anschließenden Verengung so umordnen, daß sie einen Steigungswinkel unter 45° einnehmen, weil sonst keine Verengung des Ureterlumens möglich ist.

Kontraktion und Erweiterung erfolgen bei der Ureterperistaltik als ein ineinander übergehender, schnellablaufender Vorgang, bei der möglicherweise der passiven Dehnung des Ureters durch die Harnspindel die aktive Erweiterung unterstützend vorausgehen kann.

2. Mensch

Der Ureter des Menschen ist durch das Binde- und Fettgewebe der Adventitia nur lose mit dem ihn umgebenden Gewebe verbunden. In der Adventitia verlaufen die kollagenen Fasern meist in Längsrichtung mit dem Ureter. In der Mucosa findet sich unter dem Epithel zunächst eine Schicht derber, kollagener Fasern, die sowohl längs wie auch zirkulär gerichtet sind. Sie bilden die bindegewebige Unterlage für die Längsfalten des Harnleiters. Die zirkulär verlaufenden kollagenen Fasern erhalten durch die Längsfalten der Schleimhaut einen sternförmigen Verlauf und werden erst beim Verstreichen der Schleimhautfalten angespannt, das bei der weiteren Vergrößerung des Harnleiterlumens mechanisch von besonderer Bedeutung ist. Elastische Fasern sind in der derben Faserschicht nur selten zu finden. Nach außen schließt sich der kollagenen Faserschicht mehr aufgelockertes Bindegewebe an, das v. Möllendorff (1930) als Submucosa bezeichnet. In diesem Bereich liegen dünne Muskelbündel, die von einem

dichten Netz elastischer Fasern umgeben sind. Auch elastische Endsehnen sind hier sehr häufig zu finden.

Die Muskelbündel, die in diesem Bereich endigen, zeigen durchweg einen großen Steigungswinkel. Ihre Verlaufsrichtung ist sowohl auf- wie absteigend, wie das auch beim Hund beschrieben wurde. Die Muskelbündel verlaufen in der Ureterwand schneckenförmig nach außen, vereinigen sich dabei zu dickeren Muskelbündeln und nehmen nach der anfänglich steilen eine mehr flache Verlaufsrichtung ein (Abb. 6). Ein Teil der dickeren Muskelbündel endet in Form kurzer spindelförmiger Ausläufer im Bindegewebe der Adventitia, wie das auch von G. Steigleder (1949) beschrieben wurde.

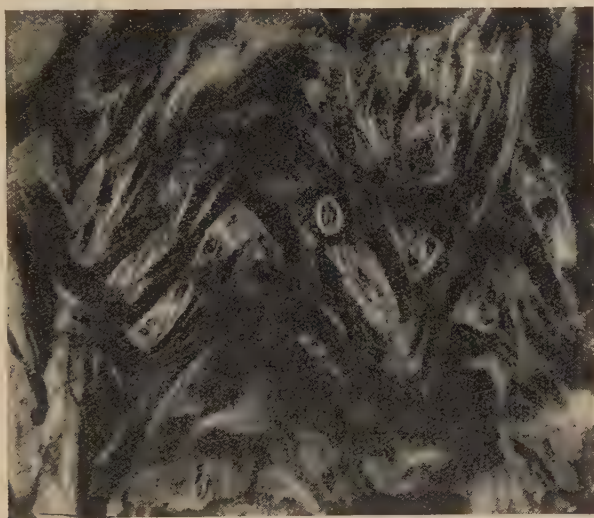


Abb. 6. Muskulatur aus dem Ureter vom Menschen. Flachschnitt durch die Mitte der Muskelschicht. Schnittdicke $50\ \mu$. Färbung: Petersen-Neubert. 40fache Vergr.

Bei der Präparation des Ureters von außen stellt man allerdings fest, daß neben diesen kurzen, pinselförmigen Ausläufern von anderen dicken Muskelbündeln schmale, lange Muskelfasern ausgehen, die oft bis weit in das Bindegewebe der Adventitia hineinreichen und sich dort verankern. An histologischen Schnitten lassen sich am Übergang der Muskulatur zur Adventitia zahlreiche elastische Fasern und elastische Endsehnen feststellen. Nicht alle Muskelbündel endigen in der Adventitia in der eben beschriebenen Weise. Auf- und absteigende Muskelbündel verbinden sich

zu einer durchlaufenden Konstruktionseinheit, so daß Muskelfasern in einem Verlauf von innen, der Schleimhaut, nach außen, zur Adventitia, und wieder nach innen sich erstrecken. Diese Art der Muskelkonstruktion, die für den Hund geradezu als charakteristisch anzusehen ist, tritt beim Menschen aber gegenüber der Verankerung der Muskulatur in der Adventitia mehr in den Hintergrund.

Die Muskelbündel sind alle von elastischen Netzen umgeben. An dicken histologischen Schnitten sieht man besonders deutlich, wie an den Überkreuzungstellen der Muskelbündel die elastischen

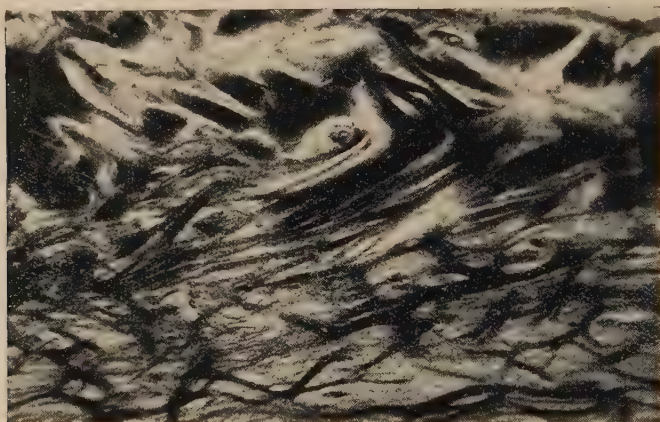


Abb. 7. Schräger Flachschnitt durch die Muskulatur des Ureters vom Menschen. Unten im Bild liegt das subepitheliale Bindegewebe, oben im Bild die Adventitia. Schnittdicke 50 μ . Färbung: Petersen-Neubert. 40fache Vergr.

Fasern die Muskulatur zu einem muskulös-elastischen System verbinden. Zwischen den einzelnen Muskelbündeln liegt verhältnismäßig viel kollagenes Bindegewebe, das den einzelnen Muskelspiralen eine weitgehende Verschiebung ermöglicht. Eine polare Ausrichtung, wie sie Goerttler für den Ductus deferens angibt, liegt beim menschlichen Ureter in der Form nicht vor. (Siehe entsprechender Befund beim Hund.)

Die Verlaufsrichtung der Muskelbündel war sowohl bei den einzelnen Präparaten im Vergleich untereinander wie auch im einzelnen Präparat selbst sehr verschieden. Ein großer Steigungswinkel ließ sich aber immer schleimhautwärts und an den in der Adventitia inserierenden dünnen Muskelbündeln nachweisen (Abb. 7).

Bemerkenswert waren dabei Präparate, die nach der Fixation etwa in der Mitte des Ureters auf eine Strecke von 3 cm ein enges und daran anschließend blasenwärts auf eine gleiche Entfernung ein im Verhältnis weiteres Lumen aufwiesen. Untersuchungen über den Muskelverlauf ergaben dabei bei dem erweiterten Ureter, daß die Muskelfasern nahe der Adventitia eine fast ringförmige



Vene

Abb. 8. Schrägschnitt durch die Wand des Ureters beim Menschen. Die am oberen Bildrand sichtbare Vene liegt in der Adventitia. Der in sie einmündende Seitenast kommt von der Mucosa (Bild unten). Die Vene paßt sich beim Durchtritt durch die Muskulatur der Richtung der Muskelbündel teilweise an. Schnittdicke 35 μ . Färbung: Petersen-Neubert. 45fache Vergr.

Verlaufsrichtung angenommen haben, und die außenliegenden steilgestellten Muskelbündel nahezu vollkommen verschwunden waren. Die Verlaufsrichtung der Muskelbündel in Richtung zur Schleimhaut wies hingegen keine Besonderheit auf.

Die arterielle Versorgung des Ureters erfolgt aus Seitenästen der Art. renalis, der Art. spermatica bzw. ovarica und aus Ästen der Art. ilica com. und der Art. ilica interna. Die größeren Gefäße des Ureters liegen außen in der Adventitia, von denen Äste durch die Uretermuskulatur zum subepithelialen Bindegewebe ziehen

(Abb. 8). Dabei findet man direkt unter dem Epithel in der Mucosa einen reichen Gefäßplexus ausgebildet, dessen venöser Abfluß zunächst über verhältnismäßig große Venen erfolgt, die im lockeren Bindegewebe am Übergang der Mucosa zur Muskelschicht liegen (Abb. 9). Von dort aus führen dann die Venen durch die Muskulatur zu den Sammelvenen der Adventitia zurück.

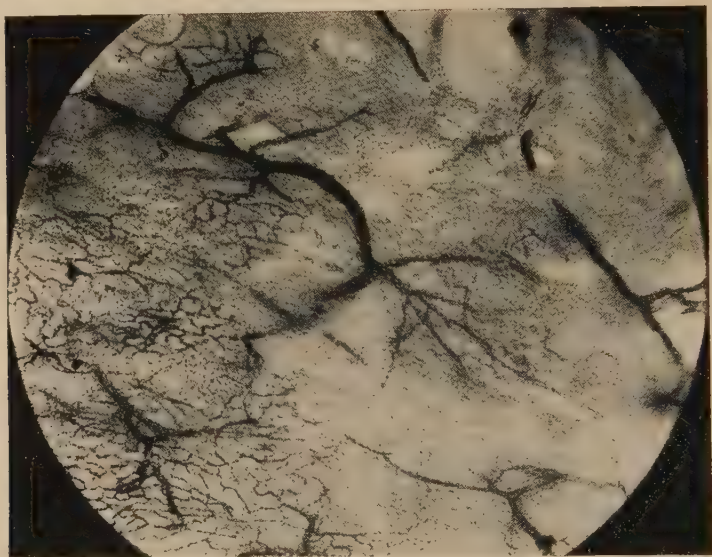
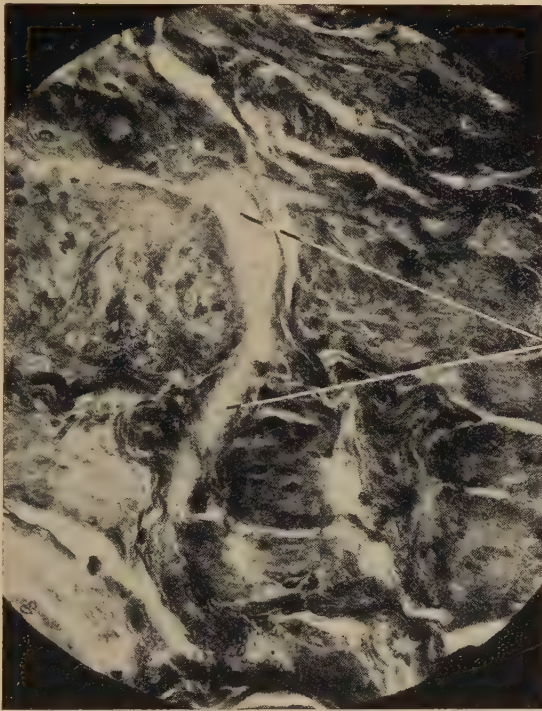


Abb. 9. Flachschnitt durch die Schleimhaut des Ureters beim Menschen. Der subepithelial gelegene Gefäßplexus wird durch das ungefärbte Bindegewebe deutlich hervorgehoben. Schnittdicke 35 μ .
Färbung: Petersen-Neubert. 45fache Vergr.

Arterien und Venen folgen bei dem Durchtritt durch die Muskulatur teilweise der Verlaufsrichtung der Muskelbündel. Dabei ergaben sich bei genauer Betrachtung der Schnittserien Unterschiede bei den Arterien und Venen. Die Arterien durchsetzen die Muskelschicht immer schräg sowohl in bezug auf die Harnleiterlängs- wie auch die Querachse. Die Venen hingegen verlaufen oft direkt senkrecht von innen nach außen oder aber schräg nur in Beziehung zu einer Körperachse (Abb. 10). Die Verlaufsrichtung der Gefäße ist dabei naturgemäß keine starre, da durch die Umlagerung der Muskelbündel auch eine Verlagerung des Bindegewebes und der darin eingelagerten Gefäße erfolgt. Auch die Beziehungen der Arterien und Venen zur Muskulatur ist unterschiedlich. Arterien und Venen sind bei ihrem Durchtritt durch

die Muskulatur von lockerem Bindegewebe umgeben. Bei den Venen liegen um die Adventitia zahlreiche elastische Fasern, die mit dem elastischen Netz der benachbarten Muskelbündel in direktem Zusammenhang stehen. Auf diese Weise reicht die



Vene

Abb. 10. Schrägschnitt durch die Wand des Ureters beim Menschen. Im Bild oben befindet sich die Adventitia, im Bild unten die Mucosa. Die Vene tritt fast senkrecht von innen nach außen durch die Muskulatur. Schnittdicke 30 μ . Färbung: Kongorot-Resorcin-Fuchsin. 325fache Vergr.

Wandstruktur der Vene über die des eigentlichen Venenrohres hinaus. Die Arterien sind, solange sie sich nicht der Größenordnung der Arteriolen nähern, zunächst von derbem kollagenen Bindegewebe umgeben, an das sich dann erst das lockere Bindegewebe anschließt. Die elastischen Fasern des lockeren Bindegewebes stehen nicht in direkter Beziehung zur Arterienwand. Die Arterien werden also nur durch die Verlagerung des sie umgebenden Bindegewebes in ihrer Verlaufsrichtung geändert und sind sonst in ihrer Funktion von den Muskelbündeln kaum beeinflusst. Bei den Venen ist jede funktionell bedingte Umlagerung der Muskelbündel durch die Verbindung der elastischen Fasern mit

dem Venenrohr kreislaufmechanisch von erheblicher Bedeutung.

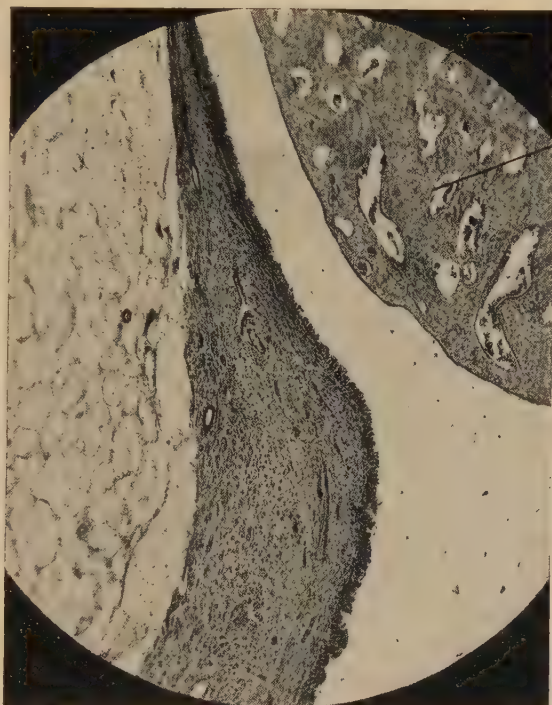
Das Nierenbecken des Menschen weist eine große Mannigfaltigkeit der Formbildung auf. So unterscheidet J. Hyrtl (1872) drei Formen: die dichotomische Teilung des Ureters ohne Beckenbildung, das weite Becken mit großen und kleinen Kelchen und das halbgroße Nierenbecken als Mittelform.

Unsere Untersuchungen wurden an der Mittelform ausgeführt, die in etwa 70 % der Fälle vorkommt. Die Befunde sind nicht ohne weiteres auf die anderen Formen übertragbar. Bei den von uns zur Untersuchung gelangten Organen geht der Ureter allmählich in das Nierenbecken über. Das Nierenbecken stellt zunächst rein der Form nach eine Erweiterung des Ureters dar. Die Schleimhaut zeigt im Gegensatz zum Ureter nur eine geringe Faltenbildung. Die Muskelstruktur sowie die Anordnung des Bindegewebes ist im Nierenbecken die gleiche wie im Ureter. Wir konnten an unseren Präparaten keine besondere Muskelanhäufung am Übergang vom Ureter zum Nierenbecken feststellen. Die Muskeldicke nimmt vom Ureter zum Nierenbecken hin allmählich ab.

Auch der Wandbau der großen Kelche ist prinzipiell dem des Nierenbeckens gleich, wie das auch von W. Schneider (1939) beschrieben wurde. Im Nierenbecken und den großen Kelchen findet sich besonders in der Adventitia und dem subepithelialen Bindegewebe ein reiches Netz elastischer Fasern.

Am Übergang von den großen zu den kleinen Kelchen ändert sich das histologische Bild (Abb. 11). Die dickeren Muskelbündel treten ganz zurück, und nur noch dünne Muskelbündel und einzelne Muskelzellen sind zu finden. Letztere sind von einem dichten Netz elastischer Fasern umgeben. Eine Aufteilung der Wand in Mucosa, Muskelschicht und Adventitia ist in der für Ureter und Nierenbecken beschriebenen Form nicht mehr vorhanden, weil die Muskelfasern in der ganzen Kelchwand vorkommen. Durchlaufende Muskelstrukturen sind nicht mehr zu finden. An histologischen Schnitten sieht man, daß die einzelnen Muskelfasern in schräger und flacher Verlaufsrichtung um die Nierenpapille ziehen, ohne daß sich die einzelnen Muskelfasern direkt miteinander verbinden. Die Muskulatur war bei allen Präparaten bis an die Umschlagstelle des Nierenbeckenepithels auf die Nierenpapille zu verfolgen. An manchen Präparaten reicht die Muskulatur aber bis weit an die Papillenbasis hinauf. Wie dies auch

von W. v. Möllendorff (1930) beobachtet wurde, ist die Ausbildung der Muskulatur an der Papillenbasis sehr unterschiedlich. Es ist bemerkenswert, daß bei einem Sagittalschnitt durch die Nierenpapille eine Muskelanhäufung in diesem Bereich oft nur einseitig festgestellt werden kann. Dieser, auch als Henlescher Muskel bezeichnete Abschnitt, ist nicht als ein konstanter Muskel anzusehen.



Nierenpapille

Abb. 11. Sagittalschnitt durch die Wand im Bereich des Übergangs des kleinen Nierenbeckenkelches in den großen. Oben im Bild ist die Wand des kleinen Kelches und ein Teil der Nierenpapille sichtbar; unten im Bild liegt die Wand des großen Nierenbeckenkelches. Eine Muskelanhäufung am Übergang des kleinen in den großen Nierenbeckenkelch liegt in diesem Präparat nicht vor. Schnittdicke 30 μ . Färbung: Kongorot-Resorcin-Fuchsin. 45fache Vergr.

Am Übergang der kleinen in die großen Kelche nimmt die Muskulatur die für Ureter und Nierenbecken beschriebene Struktur an. Eine besondere Muskelanhäufung konnten wir nur an einer Schnittserie feststellen (Abb. 12). In Übereinstimmung mit früheren Untersuchungen, besonders denen von W. v. Möllendorff ist der Dissesche Muskel auch nicht als eine generell vorkommende Muskelanhäufung anzusehen.

Die Funktion der Muskulatur in den kleinen Kelchen wird sehr verschieden beurteilt. Besonders in der urologischen Literatur wurde bisher großen Wert auf die Funktion des Henleschen und Disseschen Muskels gelegt. Es ist dieser Ansicht aber entgegenzuhalten, daß eine Muskelanhäufung an der Papillenbasis und in Höhe der Papillenspitze an der Mehrzahl der Präparate nicht gefunden werden konnte.

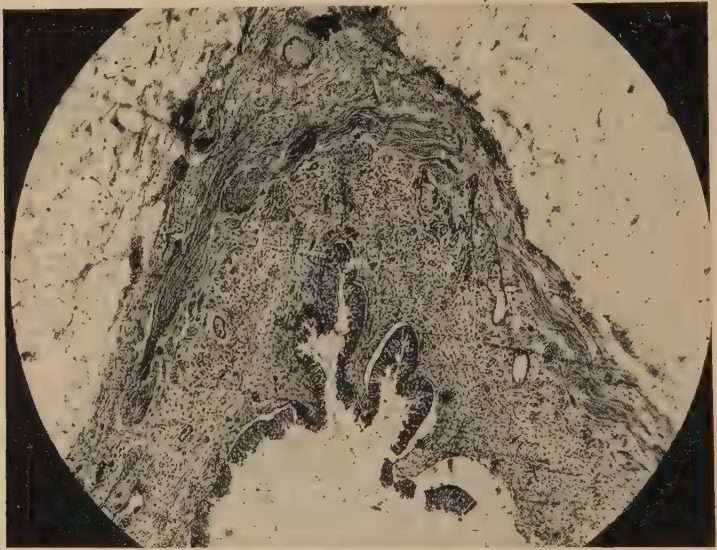


Abb. 12. Schräger Flachschnitt am Übergang vom großen in den kleinen Nierenbeckenkelch beim Menschen. Die besonders hervortretenden Muskelzüge sind als Dissescher Muskel anzusehen. Schnittdicke 30 μ . Färbung: Kongorot-Resorcin-Fuchsin. 45fache Vergr.

Bei der Untersuchung eines durch langanhaltende Ureterstriktur stark erweiterten Nierenbeckens zeigte sich, daß die Muskulatur auch in den kleinen Kelchen stark hypertrophiert war (Abb. 13). Im Gegensatz zu den nicht pathologisch veränderten Präparaten erscheint die Muskulatur hier in verhältnismäßig dicken Bündeln. Das Bindegewebe ist dabei gegenüber der Muskulatur ganz in den Hintergrund getreten. Die Muskelbündel verlaufen meist ringförmig, das dazwischenliegende Bindegewebe ist nur sehr spärlich ausgebildet. Auch am Übergang von den kleinen zu den großen Kelchen ist die Muskulatur stark ausgebildet, während sie nicht weiter an die Papillenbasis heraufreicht, sondern am Übergang des Kelchepithels auf die Papille endigt.

Aus den letzten Befunden ist ersichtlich, wie in den kleinen Kelchen bei der Hydronephrose durch eine langandauernde erhöhte Wandspannung sich das Bindegewebe im Verhältnis zur Muskulatur zugunsten letzterer verschiebt. Die Wandspannung

Muskulatur

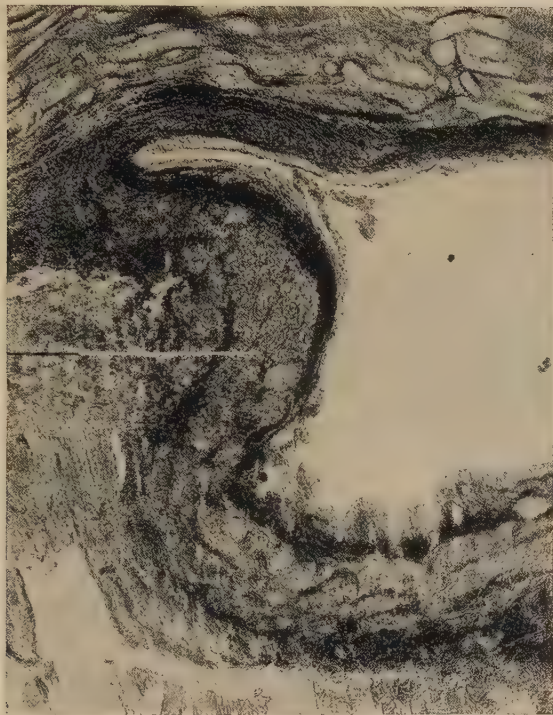


Abb. 13. Sagittalschnitt durch die Wand eines kleinen Nierenbeckenkelches eines hydronephrotisch erweiterten Nierenbeckens vom Menschen. Oben im Bild ist die Nierenpapillenspitze, die pathologisch zurückgebildet ist, sichtbar. Die Muskulatur ist im Gegensatz zum Bindegewebe viel stärker ausgebildet, endet aber an der Umschlagstelle des Kelchepithels auf die Nierenpapille. Schnittdicke 35 μ . Färbung: van Gieson-Resorcin-Fuchsin. 60fache Vergr.

in den kleinen Kelchen wurde in diesem Falle fast ausschließlich von der Muskulatur getragen, deren Elastizitätskoeffizient viel weniger mit dem Dehnungsgrad variiert als derjenige des Bindegewebes. Ob im allgemeinen die Muskulatur im kleinen Nierenbecken über die Aufrechterhaltung der Wandspannung hinaus auch aktiv zu einer Verkleinerung des Lumens beitragen kann oder gar die Papille zu komprimieren vermag, ist ohne experimentelle Unterlagen nicht zu entscheiden und kann aus den morphologischen Befunden hier nicht abgeleitet werden.

3. Schwein

In gleicher Weise wie beim Menschen wurden die oberen harnableitenden Wege beim Schwein untersucht. Im wesentlichen konnten wir die gleichen Befunde erheben wie beim Menschen.

Bei der Präparation der Ureterwand von außen ist im Vergleich zum Menschen das Bindegewebe der Adventitia sehr stark ausgebildet. Die darunterliegenden Muskelbündel sind von reichlich Bindegewebe umgeben und scheinen im Verhältnis zum Menschen allgemein dünner ausgebildet zu sein. Bei der präparierermikroskopischen Bearbeitung müssen die Muskelbündel einzeln für sich dargestellt werden; sie bilden nicht das Bild einer geschlossenen Muskelschicht wie beim Hund.

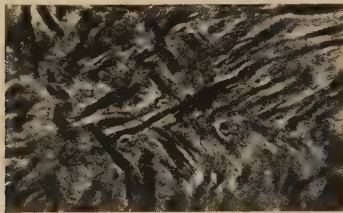


Abb. 14 a

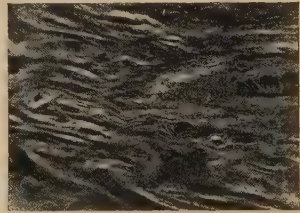


Abb. 14 b

Abb. 14a und 14b. Ausschnitt aus der Muskulatur des Ureters beim Schwein. Abb. 14a zeigt einen Flachschnitt durch die Mitte des Muskelschnitts, wobei die einzelnen Muskelbündel einen Steigungswinkel von etwa 45 Grad zeigen. Die Muskulatur am linken Bildrand liegt näher zur Adventitia, die am rechten Bildrand näher zur Schleimhaut. Abb. 14b ist ein Flachschnitt, der im ganzen näher zur Schleimhaut liegt. Die einzelnen Muskelbündel verlaufen in einem Winkel von fast 90 Grad. Am rechten Bildrand ist das Epithel einer Schleimhautfalte sichtbar. Schnittdicke 50 μ . Färbung: Petersen-Neubert. 40fache Vergr.

Die Muskelzüge beginnen als schmale Bündel im Bindegewebe der Schleimhaut, gehen nach kurzem, steilgerichtetem Verlauf in eine flachere Richtung über und vereinigen sich zu dickeren Bündeln (Abb. 14a und b). Diese ziehen spiralg in der Ureterwand nach außen und stehen durch verbindende Muskelzüge untereinander in Zusammenhang. In der Adventitia gehen schmalere Muskelbündel in steilere Verlaufsrichtung über und endigen im Bindegewebe. Nicht alle Muskelzüge verankern sich in der Adventitia. Auf- und absteigende Muskelfasern verbinden sich zu einer fortlaufenden Einheit und führen wieder zum Bindegewebe der Schleimhaut zurück, wo sie sich in schmale, steil gestellte Bündel aufteilen. An histologischen Schnitten lassen sich elastische Fasern in der Adventitia, der Schleimhaut und um die einzelnen Muskel-

bündel herum nachweisen. Elastische Endsehnenn finden sich vor allem in dem die Muskelschicht angrenzenden Teil der Adventitia und der Mucosa. Auch in der Muskelschicht selbst sind elastische Endsehnenn zu finden (Abb. 15).

Der Ureter geht im Nierenhilus bei den von uns untersuchten Organen allmählich in das Nierenbecken über. Die Muskelbündel zeigen im Nierenbecken eine flachere Verlaufsform als im Ureter. Die Muskelstruktur im Nierenbecken und in den großen Kelchen ist aber die gleiche und unterscheidet sich nur im Steigungswinkel der Muskelspiralen und der Stärke der einzelnen Muskelbündel. In den kleinen Kelchen besteht die Muskulatur aus dünnen

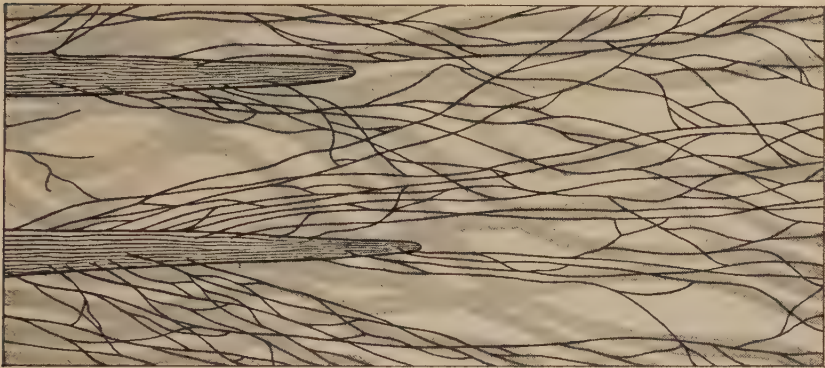


Abb. 15. Elastische Endsehnenn von zwei adventitianahen Muskelbündeln aus dem Ureter beim Schwein. Im Untergrund sind dickere, kolagene Fasern gezeichnet. Flachschnitt. Dicke des Präparates 40 μ . Färbung: van Gieson-Resorcin-Fuchsin. 240fache Vergr. der Zeichnung.

Muskelbündeln und einzelnen Muskelzellen, die von vielen elastischen Fasern umgeben sind. Die einzelnen Muskelbündel sind verhältnismäßig kurz und bilden erst durch das Bindegewebe eine organische Einheit.

An Hand von Querschnitten läßt sich die Muskelstärke in den einzelnen Abschnitten des Nierenbeckens miteinander vergleichen: Die Muskulatur im Nierenbecken wird im Vergleich zum Ureter allmählich schwächer. Eine besondere Muskelanhäufung am Nierenbeckenausgang konnte nicht festgestellt werden. In den kleinen Nierenbeckenkelchen finden sich nur dünne Muskelzüge, die an manchen Präparaten bis weit zur Nierenpapille hinaufreichen. Wir konnten sowohl bei den präparatorischen Untersuchungen, wie auch in den Schnittserien keine besonders auf-

fallende und konstant wiederkehrende Muskelanhäufung feststellen. Die Muskelfasern in den kleinen Kelchen zeigen eine flache Verlaufsform. Echte Sphinkteren sind nicht vorhanden.

B. Vergleich

Bei einem Vergleich der oberen harnableitenden Wege von Hund, Mensch und Schwein findet sich gemeinsam, daß die Muskulatur aus einzelnen auf- und absteigenden Muskelbündeln aufgebaut ist, die von dem Bindegewebe der Schleimhaut ausgehend in der Ureterwand nach außen zur Adventitia verlaufen. Die wesentlichen Unterschiede im Wandaufbau zeigen sich in der Verteilung von Muskulatur und Bindegewebe und der Verankerung der Muskelbündel in der Adventitia.

Beim Hund haben wir gezeigt, daß die einzelnen Muskelbündel sehr eng beieinander liegen und sich dazwischen nur wenig Bindegewebe befindet Abb. 16 und 17. Die Adventitia läßt sich daher auch geschlossen von der Muskelschicht abpräparieren. Elastische Endsehnenn konnten im Bereich der Muskulatur selbst nicht nachgewiesen werden. Es ist für den Hund charakteristisch, daß sich die auf- und absteigenden Muskelzüge zu einer kontinuierlichen Einheit verbinden, so daß die Muskelspiralen in der Ureterwand von innen nach außen und wieder nach innen verlaufen. Nur wenige dünne Muskelbündel verankern sich im Bindegewebe der Adventitia.

Beim Menschen verbindet sich die Muskulatur mit dem Bindegewebe der Adventitia viel inniger als beim Hund. Die außen gelegenen dicken Muskelbündel splintern sich pinselförmig auf und gehen in das Bindegewebe über. Andere Muskelbündel teilen sich in dünne, steilgestellte Muskelfasern auf, die dann oft bis weit in die Adventitia hineinreichen können. Dabei treten die zu durchlaufenden Einheiten verbundenen Muskelstrukturen mehr in den Hintergrund. Die einzelnen Muskelbündel sind verhältnismäßig breit und von reichlich Bindegewebe umgeben. Elastische Endsehnenn sind im Gegensatz zum Hund auch in der Muskelschicht selbst zu finden. Die vom Hund unterschiedliche Verteilung von Bindegewebe und Muskulatur zeigt sich auch darin, daß sich beim Menschen eine geschlossene Muskelschicht nur schwer präparieren läßt. Die Muskelbündel müssen meist einzeln für sich dargestellt werden. Aus diesem Grunde sind brauchbare

photographische Abbildungen mit dem Präpariermikroskop nur schwer herzustellen und wurden von uns nicht angefertigt.

Der Unterschied im Wandaufbau ist nicht nur von morphologischem Interesse, sondern hat auch funktionelle Bedeutung. Beim Hund wird die Wandspannung besonders bei erhöhter Belastung vorwiegend von der Muskulatur getragen. Die Wandspannung ist daher von dem Elastizitätskoeffizienten der Mus-

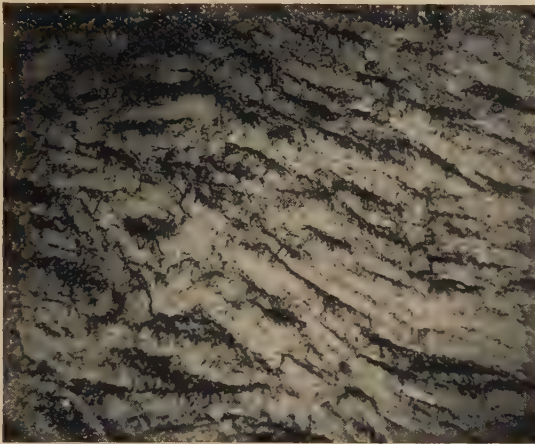


Abb. 16. Schräger Flachschnitt durch die Muskulatur des Ureters beim Hund. Die Muskelbündel liegen eng beieinander, das dazwischenliegende Bindegewebe ist sehr spärlich ausgebildet. Flachschnitt 35 μ . Färbung: van Gieson-Hämatoxylin. 80fache Vergr.

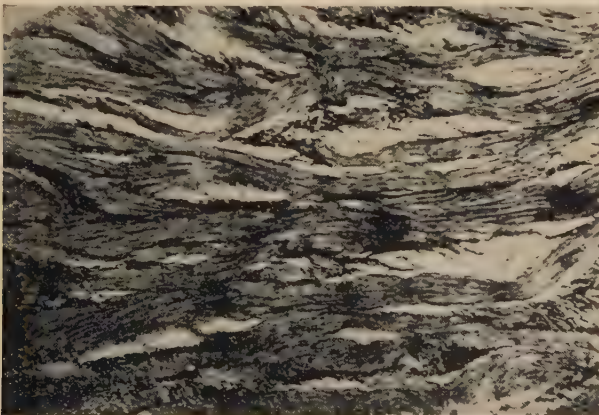


Abb. 17. Schräger Flachschnitt durch die Muskulatur des Ureters beim Schwein. Die Muskelbündel sind dicker und zeigen einen lockeren Zusammenhang. Sie sind von reichlich Bindegewebe umgeben. Flachschnitt 35 μ . Färbung: van Gieson-Hämatoxylin. 80fache Vergr.

kulatur abhängig, während beim Menschen durch die starke Verankerung der Muskulatur in dem adventitiellen Bindegewebe dieses selbst zu einem wesentlichen Träger der Wandspannung wird. In dieser Hinsicht sind die Untersuchungen von F. Fuchs (1933) bemerkenswert, der zeigte, daß unter besonderen Versuchsbedingungen (siehe Literaturübersicht) eine verstärkte Kontraktion der Uretermuskulatur beim Menschen durch Weitstellung des Ureterlumens erreicht wurde, während beim Hund diese Weitstellung nicht festgestellt werden konnte. Fuchs kommt daher zur Feststellung, daß die Uretermuskulatur beim Hund auch bei größerer Belastung den notwendigen peristaltischen Druck ohne Erweiterung des Ureterlumens aufbringen kann.

Die Unterschiede zwischen Mensch und Schwein sind, was die oberen harnableitenden Wege betrifft, nicht sehr bedeutend. Beim Schwein sind die einzelnen Muskelbündel dünner, das Bindegewebe der Adventitia hingegen dicker ausgebildet als beim Menschen. Pinselförmige Aufsplitterungen der Muskelbündel an der Adventitia finden sich im Gegensatz zum Menschen nur sehr selten.

Der Hund als Vertreter einer unipapillären Niere und Mensch und Schwein als Vertreter multipapillärer Nieren besitzen verschieden ausgebildete Nierenbeckenformen, deren Muskelanordnung ebenfalls verschieden ausgebildet ist. So findet man im Nierenbecken des Hundes fast kreisförmig verlaufende Muskelspiralen, während bei Mensch und Schwein die Muskelbündel im Vergleich dazu generell steiler verlaufen. In den kleinen Kelchen hingegen befinden sich bei Mensch und Schwein nur einzelne Muskelzellen und fein gebündelte Fasern, die ganz im Bindegewebe eingebettet sind.

Ob durch die verschiedene Form und die andersartige Muskelanordnung sich das Nierenbecken beim Hund auch funktionell von dem bei Mensch und Schwein unterscheidet, muß im einzelnen durch das Experiment geklärt werden. Alle Ableitungen und Hinweise auf Grund morphologischer Untersuchungen besitzen daher nur hypothetischen Charakter.

Wie Goerttler und H. Fischer an Untersuchungen über den Wandbau des Ductus deferens und den einzelner Blutgefäße gezeigt haben, ist der Effekt der Kontraktion der Muskelspiralen von deren Steigungswinkel abhängig, wobei eine Verengung des Lumens eines Hohlorgans immer nur bei einem Steigungs-

winkel unter 45 Grad erfolgen kann. Im Nierenbecken beim Hund ist der Steigungswinkel der Muskelspiralen mit Ausnahme einer kurzen Verlaufsstrecke nahe der Schleimhaut wesentlich kleiner als 45 Grad, und die Muskelzüge behalten diese Verlaufsrichtung, wie unsere Experimente zeigten, sehr konstant bei. Eine Kontraktion der Muskulatur muß also hier, wenn sie die Wandspannung der Nierenbeckenwand überschreitet, zu einer Verengung des Lumens führen.

Über die funktionelle Bedeutung des Nierenbeckens schreibt A. Adler, daß diese zunächst als ein Sammelbecken für den Harn anzusehen ist. Auf Grund der Form und der Muskelanordnung erscheint dies besonders beim Hund zuzutreffen. Ob dabei nach Erreichung des Kelchfassungsvermögens eine Harnportion aktiv durch Muskelkontraktion in den Ureter befördert und auf diese Weise eine peristaltische Welle ausgelöst wird, oder die Muskulatur passiv allein zur Erhaltung der Wandspannung dient und durch den ansteigenden Druck der im Nierenbecken sich ansammelnden Flüssigkeit eine kleine Harnmenge abstandsweise in den Ureter gelangt, kann hier nur als Frage aufgeworfen werden.

Das Nierenbecken bei Schwein und Mensch ist durch die Verschiedenheit der Form und die unterschiedliche Ausbildung der großen und kleinen Kelche viel schwerer zu erfassen. Fuchs sieht die kleinen Kelche als Auffangbecken für den aus der Papille kommenden Harn an, wobei den großen Kelchen und dem Nierenbecken mehr die Funktion der Weiterbeförderung zukommt. Von anderen Urologen wird allerdings größeren Wert auf die Muskulatur des Nierenbeckenausgangs gelegt. (Siehe dazu auch Steigleder 1949).

Durch die Verschieblichkeit der Muskelspiralen ist ein funktioneller Abschluß des Nierenbeckens zum Ureter wie auch ein Abschluß der kleinen von den großen Kelchen durchaus möglich, ohne daß ein echter Sphinkter vorliegen muß. Die unterschiedliche Form des Kelchsystems mit verschiedenem Kelchdurchmesser und die weitgehende Veränderungsmöglichkeit der Verlaufsrichtung der Muskelbündel lassen breiten Raum für verschiedene Funktionszustände, die bei den einzelnen Nieren unterschiedlich sein können. Eine einheitliche Beurteilung der Funktion des Nierenbeckens erscheint uns beim Menschen und beim Schwein kaum möglich.

Ein Vergleich der Wand des Ureters mit der des Ductus deferens, der Tube und den Arterien läßt die vielseitige Verwendungsfähigkeit der Muskelspiralen zu einem ganz spezifischen Organ-
aufbau erkennen. Dabei sind die Beziehungen der Muskulatur zu dem Bindegewebe, die Einbettung des Organs in seine Umgebung, wie auch der Füllungszustand und der Innendruck von besonderer Bedeutung.

Wie unterschiedlich dabei der Ureter von anderen Hohlorganen ist, läßt sich an einem Vergleich mit dem Ductus deferens zeigen, ist doch dieses Organ von Goerttler ausführlich beschrieben und später wiederum mit der Nabelschnurarterie verglichen worden. Gemeinsam mit dem Ureter weist der Ductus deferens Muskelbündel auf, deren Verlaufsform innen mehr längsgerichtet, in der Mitte flacher und außen wieder steilergestellt verlaufen. Ureter und Ductus deferens sind durch die Blase bzw. die obere Urethra an ihrem distalen Ende in seiner Lage fixiert. Das Punctum fixum der Muskelspiralen liegt bei beiden in der Mitte der Muskelschicht.

Besondere Unterschiede zeigen sich vor allem darin, daß Goerttler zufolge beim Ductus deferens die Muskelspiralen polar von innen nach außen verlaufen und durchgehende Muskelkonstruktionen nicht vorkommen.

Bei einem Vergleich zwischen Ductus deferens und der Arteria umbilicalis wurde von Goerttler gefunden, daß beim Ductus deferens die bindegewebigen Verschiebeschichten zwischen der Muskulatur in zirkulären Ringen angeordnet sind, während bei der Arteria umbilicalis diese flächenhaft-konzentrisch in radiärer Richtung aufeinanderfolgend in die Wand eingebaut sind. Danach ist die Wand des Ductus deferens auf eine Längsraffung, die der Arteria umbilicalis auf eine radiäre Umstellung eingestellt.

Bei Hund, Mensch und Schwein ist aber das Bindegewebe so um die einzelnen Muskelbündel angeordnet, daß letztere radiär und in der Längsachse verlagert werden können. Die Wand des Ureters ist also auf eine radiäre Umstellung und auf eine Längsraffung eingestellt, was für seine Funktion von besonderer Bedeutung ist.

Es besteht weiterhin ein wesentlicher Unterschied darin, daß beim Ureter der Harn, ein dünnflüssiges Medium, in peristaltischer Weise in die Blase befördert wird, während beim Ductus

deferens nach Goerttler der Kontraktionsvorgang das ganze Organ erfaßt, um dann anschließend unter Druck in die Urethra ausgestoßen zu werden.

Der Ureter und das Nierenbecken zeigen also im Vergleich zu anderen Organen einen ganz spezifischen Aufbau ihrer Wand mit einer ihnen eigen zukommenden Funktion, die nach bisherigen Untersuchungen an anderen Organen nicht gefunden werden konnten.

V. Schluß und Zusammenfassung

Wir konnten in dieser Arbeit durch einen Vergleich der oberen harnableitenden Wege bei Hund, Schwein und Mensch zeigen, daß trotz einheitlicher Grundstruktur Unterschiede im Wandaufbau bestehen, die sich in der Verteilung von Bindegewebe und Muskulatur, der Verankerung der Muskulatur und der Ausbildung durchlaufender Muskelkonstruktionen besonders ausdrücken.

Über die arteigenen Unterschiede hinaus versuchten wir genaueren Einblick in den Vorgang der Ureterperistaltik und der mit ihr verbundenen Funktion des Nierenbeckens zu erhalten, wobei wir uns des hypothetischen Charakters der nicht experimentell bewiesenen Aussagen bewußt sind.

Nach einem Vergleich mit anderen glattmuskeligen Hohlorganen wiesen wir darauf hin, daß Ureter und Nierenbecken eine ganz spezifische Muskelarchitektur aufweisen, die nach bisherigen Befunden an anderen Organen nicht festgestellt wurden.

VI. Literaturverzeichnis

Adler, A.: Die Herausbeförderung des Harnes. Handb. d. norm. u. pathol. Physiologie, Bd. IV, S. 804 (1929). — Bargmann, W.: Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen, Bd. I, Thieme, Stuttgart 1848. — Benninghoff, A.: Über die Formenreihe der glatten Muskulatur und die Bedeutung der Rougeschen Zellen an den Kapillaren. Z. Zellforsch. usw. 4 (1927) 125. — Ders.: Über die Beziehungen zwischen elastischem Gerüst und glatter Muskulatur in der Arterienwand und ihre funktionelle Bedeutung. Z. Zellforsch. usw. 4 (1928) 348. — Blum, V.: Physiologie und Pathologie des Harnleiters. Z. Ur. 19 (1925) 161. — Boeminghaus, H.: Beiträge zur Physiologie des Harnleiters. Z. Ur. 37 (1943) 231. — Boshammer, K.: Über Wesen, Erscheinung und Diagnose der Hydronephrosen. Ther. Gegenw. 85 (1944) 89. — Du Bois-Reymond, R.: Über die Funktion des Ureters. Verh. Ges. Ur. 1924, 46. — Braus-Elze: Lehrbuch der Anatomie des Menschen.

Bd. II, Berlin 1934. — Carando, M., u. Dell'Adamo, G.: Contributo all studio dell architettura della muscolatura ureterale. Arch. ital. Ur. **24** (1950) 2. — De Snoo, K.: Die Bedeutung des Spannungsgesetzes für den Mechanismus der Eröffnungsperiode. Zbl. Gynäk. **37** (1936) 2162. — Disselhorst, R.: Der Harnleiter der Wirbeltiere. Anat. H. **4** (1894) 127. — Dumont, A.: Vergleichende Untersuchungen über das Nierenbecken der Haustiere. Inaug.-Diss. Bern, Dresden 1909. — Ellenberger u. Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin 1943. — Engelmann, Th. W.: Zur Physiologie des Ureters. Pflügers Arch. **2** (1869) 234. — Fischer, H.: Über die funktionelle Bedeutung des Spiralverlaufes der Muskulatur in der Arterienwand. Gegenbaurs morph. Jb. **91** (1951) 349. — Fritzsche, W.: Der Aufbau und die funktionelle Bedeutung der Umgebung der Cubitalgefäße des Menschen. Anat. Anz. **99** (1953) 280. — Fuchs, F.: Hydromechanik der Niere. Z. ur. Chir. **33** (1931) 17. — Ders.: Theorie der Harnwegfunktion. Z. ur. Chir. **37** (1933) 137. — Gänshirt, H.: Bau und Funktion menschlicher Nabelschnurarterien. Gegenbaurs morph. Jb. **90** (1951) 59. — Gegenbaur, C.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II, S. 469, (1901). — Gerhardt, U.: Zur Morphologie der Säugetierniere. Verh. dtsh. zool. Ges. **262**, 1911. — Goerttler, Klaus: Über den Einbau der großen Venen des menschlichen Unterschenkels. Z. Anat. u. Entw.gesch. **116** (1953) 591. — Goerttler, Kurt: Die Architektur der Muskelwand des menschlichen Uterus und ihre funktionelle Bedeutung. Gegenbaurs morph. Jb. **65** (1931) 45. — Ders.: Der konstruktive Bau der menschlichen Darmwand. Gegenbaurs morph. Jb. **69** (1932) 329. — Ders.: Die Konstruktion der Wand des menschlichen Samenleiters und ihre funktionelle Bedeutung. Gegenbaurs morph. Jb. **74** (1934) 550. — Ders.: Der Bau der „Muscularis mucosae“ des menschlichen Darmes und ein Befund über den Bau der „Muscularis propria“. Gegenbaurs morph. Jb. **90** (1951) 33. — Ders.: Die Bedeutung der funktionellen Struktur der Gefäßwand. Gegenbaurs morph. Jb. **91** (1951) 368. — Haebeler, H.: Zur Anatomie und Physiologie des Nierenbeckens. Z. Ur. **19** (1925) 332. — Ders.: Zur Funktion der Nierenkelche. Z. Ur. **16** (1922) 147. — Hayek, H. von: Der funktionelle Bau der Nabelarterie und des Ductus Botalli. Z. Anat. u. Entw.gesch. **105** (1936) 15. — Ders.: Über die Kontraktionsfähigkeit der kleinsten Lungenarterien. Z. Anat. u. Entw.gesch. **116** (1952) 373. — Herbst, R., u. Merio, P.: Studium über Nierenbeckendynamik. Fshr. Röntgenstr. **56** (1937) 419. — Kelly, H. A., u. Burnam, C. F.: Diseases of the Kidneys, Ureters and Bladder. Vol. I, S. 74, D. Appleton Co., New York, London 1922. Kipfer, K.: Die Muskulatur der Tuba uterina als funktionelles System. Acta Anat. **9** (1950) 35. — Kügelgen, A. von: Über den Wandbau der großen Venen. Gegenbaurs morph. Jb. **91** (1951) 447. — Lauber, H. J., u. Scherer, F.: Pyeloskopische Studien über den Entleerungsmechanismus des normalen Nierenbeckens. Fshr. Röntgenstr. **61** (1940) 222. — Möllendorff, W. von: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. VII, (1930). Nagel, N.: Das Bindegewebe des Ösophagus in seiner funktionellen Beziehung zur glatten Muskulatur und den Blutgefäßen. Gegenbaurs

morph. Jb. **81** (1938) 449. — Ders.: Das elastisch-muskulöse System der Tunica dartos und seine Beziehungen zum Blutgefäßnetz. Gegenbaurs morph. Jb. **83** (1939) 201. — Ders.: Das elastisch-muskulöse System der Papilla Mammariae und seine funktionelle Bedeutung. Gegenbaurs morph. Jb. **87** (1942). — Ders.: Die Bedeutung elastisch-muskulöser Systeme für die Ausbildung von Schutz Einrichtungen. Nova Acta Leopoldina (Halle) **14** (1945) 102. — Penfield, W.: Contraction waves in the normal hydronephrotic ureter. Amer. J. med. Sci. **36** (1920) 37. — Petersen, H.: Histologie und mikroskopische Anatomie. München 1935. — Petry, G.: Das elastisch-muskulöse System der Plica lata und seine Bedeutung für den Lymphabfluß des Uterus. Gegenbaurs morph. Jb. **87** (1942). — Ders.: Über die Formen und die Verteilung elastisch-muskulöser Verbindungen in der Haut der Hauttaube. Gegenbaurs morph. Jb. **91** (1951) 483. — Ders.: Beobachtungen über den Bau und Einbau des caudalen Ureters. Ergänzungsheft z. Anat. Anz. **97** (1950). — Pieper, A.: Vegetative Nervengeflechte in den Schichten des menschlichen Ureters. Z. Ur. **45** (1952) 280. — Priwes, M. G.: Innere Topographie des arteriellen Systems der Niere und des Nierenbeckens des Menschen und der Haustiere. Z. ur. Chir. **40** (1935). — Romeis, B.: Taschenbuch der mikroskopischen Technik. (1948). — Rubritius, H.: Physiologie der Harnwege. Z. Ur. **32** (1938) 145. — Satani, Y.: Experimental studies of the ureter. Amer. J. Physiol. **49** (1919) 475. — Schneider, W.: Die Muskulatur der oberen harnableitenden Wege. Z. Anat. u. Entw.-gesch. **109** (1939) 197. — Scholz, K.: Die intravenöse Pyelographie beim Hund. Vet. med. Diss., Leipzig 1931. — Schreiber, H.: Die Muskellager der menschlichen Gallenblasenwand im Vergleich zu der der vierfüßigen Säuger. Z. Anat. u. Entw.-gesch. **111** (1941) 91. — Schulz-Jena, B. S.: Über die schraubenförmige Struktur der Arterien. Gegenbaurs morph. Jb. **83** (1939) 230. — Steigleder, G.: Konstruktionsanalytische Untersuchungen an den ableitenden Harnwegen. Bruns Beitr. **178** (1949) 623. — Tereg, J.: Der uropoetische Apparat. In: Handb. d. vergl. mikr. Anat. d. Haustiere von Ellenberger, Bd. II (1911). — Toepper, A.: Untersuchungen über das Nierenbecken der Säugetiere mit Hilfe der Korrosionsanatomie. Arch. Tierheilk. **14** (1888). — Trautmann, A.: Lehrbuch der Histologie und vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere. Berlin 1941. — Wassink, W. F.: Über die Peristaltik des Nierenbeckens. Ndd. Tschr. Geneesk. **65** (1921) 29. — Westenhöfer, M.: Über die anatomischen Grundlagen meiner Melktheorie der Nierenbeckenkelche. Verh. Ges. Ur. (1924).

Aus dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Anatomische Abteilung, Gießen
Direktor: Prof. Dr. H. Spatz

Über die Falx cerebri der Affen, nebst einigen Bemerkungen über Hirn und Schädel der Primaten

Von

H. Hofer (Gießen)

Mit 7 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 27. Februar 1954)

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	275
II. Befunde	278
1. <i>Prosimii</i>	278
2. <i>Ceboidea</i>	290
3. <i>Cercopithecoidea</i>	293
4. <i>Hominoidea</i>	299
III. Diskussion der Befunde	313
IV. Zusammenfassung	331
V. Literaturverzeichnis	332

I. Einleitung

Die funktionelle Bedeutung der Dura mater cerebri des Menschen ist in letzter Zeit mehrfach untersucht worden (Witzig 1940; Deggeler 1942; Töndury 1942; Wimmer 1944). Diese Arbeiten bauten auf den Ergebnissen älterer Autoren (Strasser 1901; Beneke 1910; Popa 1924, erneut und erweitert dargestellt 1936; Bluntschli 1925) auf, bestätigten und erweiterten sie. Nach den letzten Untersuchungen schweizerischer Autoren, die die Entwicklung des Schädels und die der Dura parallel untersuchten und in funktionelle Beziehungen zueinander setzten, kann

kein Zweifel mehr sein, „daß Dura und Schädel ein zusammengehöriges Ganzes bilden, und daß die Dura nicht mehr nur als Hirnhülle, sondern als wichtiger Bestandteil des Schädelskelettes betrachtet werden muß“ (Deggeler 1942, S. 489), wie schon Popa betont hatte. Töndury (1942, S. 199) faßte die Überlegungen endgültig zusammen: „Fassen wir den fetalen Schädel als eine ballonartige Blase auf, so können wir die Dura als ein inneres Verspannungsgerüst derselben ansehen: eine median gestellte Längsrippe entspricht der Großhirnsichel, eine vordere Querrippe den Fasern, die über das Keilbein und entlang den kleinen Keilbeinflügeln aufsteigen. Eine hintere Querrippe finden wir in den beiden Schenkeln des Kleinhirnzeltels und in Fasern, die über die beiden Felsenbeinpyramiden hochsteigen. Zwischen diesen Verstärkungen liegen naturgemäß die schwächeren Stellen. Bringen wir diese häutige Blase mit dem werdenden Knochenschädel in Zusammenhang, dann können wir erkennen, daß die Verknöcherungszentren genau in der Mitte dieser unverstrehten ... Felder, also zwischen den Verstärkungsrippen der Dura liegen. Von diesen Verknöcherungszentren aus ziehen die Knochenslamellen und mit ihnen die äußeren Durafasern als Verstärkungsspeichern zu den Rippen der querverlaufenden duralen Verstrebungen. Daraus ergibt sich die funktionelle Zusammengehörigkeit von Hirnschädel und Durasystem“ (im Original teilweise gesperrt). Die Pachymenninx ist Skelettelement, die Leptomeningen sind Hirnhüllen!

Dieser prinzipielle Unterschied wird auch von neurologischer Seite unterstrichen. Spatz und Stroescu (1934) bezeichnen aus physiologischen Gründen die Dura als „Umwelt“ des Gehirnes, dem die weichen Hirnhäute als Grenzschichten zugeordnet sind. Auch diese entstehen aus dem das embryonale Gehirn umgebenden Mesenchym, ebenso wie die Dura, aber sie ordnen sich diesem zu, mit der oberflächlichen Glia verschmelzend (Pia) oder die beiden Blätter der Liquorräume bildend (Arachnoidea). Im Gegensatz dazu wird die Dura zum Periost des Schädelknochens.

Für das Verständnis der außerordentlich verschiedenartigen Duraverhältnisse bei Wirbeltieren ist es wichtig, daß die funktionelle Beziehung zwischen Dura und Schädel beim Menschen so genau untersucht und erwiesen wurde. Über die vergleichende Anatomie der harten Hirnhaut und ihrer Fortsätze liegt nur die großangelegte Arbeit von Hochstetter (1942) und die Unter-

suchung von Starck (1953) vor, abgesehen von einigen Arbeiten an Haustieren (Zimmermann 1936 u. a.). Ein einigermaßen geschlossenes Bild über die Duraverhältnisse der Wirbeltiere kann noch nicht entworfen werden, insbesondere sind die auftretenden Verschiedenheiten der Durausbildung, auf die Hochstetter mehrfach hinwies, noch nicht in obigem Sinne erklärbar. Hochstetter, der die Arbeiten von Deggeler, Töndury und Witzig nicht kennen konnte, steht der funktionellen Interpretation der Durastrukturen skeptisch gegenüber. Die Arbeiten dieser Autoren haben aber eindeutig gezeigt, daß ohne gleichzeitige Analyse von Dura und Schädelentwicklung eine funktionelle Deutung der ersteren unmöglich ist. Arbeiten, wie sie von Deggeler und Witzig, und unter anderen Gesichtspunkten von Wimmer durchgeführt wurden, liegen meines Wissens von keiner Tierform vor. Es steht daher der Auffassung nichts im Wege, daß auch die verschiedenen Duraverhältnisse der Säuger funktionell zu verstehen sind, wenn auch in anderem Sinne als beim Menschen, da die Schädelform und -beanspruchung sowie die Schädelentwicklung eine andere ist. Insbesondere werden solche Formen aufschlußreich sein, bei denen die Dura septalis erst im Entstehen begriffen ist. Wir versuchen die Falx cerebri auf verschiedenen Ausbildungsstufen verwandter Formenkreise zu verfolgen, um daraus ein mutmaßliches Bild ihrer stammesgeschichtlichen Entstehung zu gewinnen. Dabei erhebt sich die Frage, ob dies bei einer Struktur, die, wenigstens in einem genau untersuchten Fall, so eindeutige funktionelle Beziehungen aufweist, überhaupt möglich und sinnvoll ist. Allein die Tatsache, daß so völlig verschiedene Schädelformen, wie bei *Lemur* und *Daubentonia*, eine weitgehend übereinstimmende Sichelform gefunden wird, zeigt zur Genüge, daß neben der unumgänglich notwendigen funktionellen Interpretation, die schon die Embryonalzustände zu erfassen hat, auch die phylogenetische ihre Berechtigung hat.

Die vorliegende Studie stellt eine Mitteilung von Befunden dar, die gelegentlich der Untersuchung der kranio-zerebralen Topographie der Affen erhoben wurden. Da an dicht paramedian durchschnittenen Köpfen mit dem im Situs zu belassenden Gehirn gearbeitet werden mußte, konnte nur die Großhirnsichel untersucht werden, nicht aber das Tentorium. Eine Kleinhirnsichel fehlte überall, ausgenommen bei einem erwachsenen Schimpansen.

Da die Anatomie der Hirnsichel der Primaten noch wenig bekannt ist, werden die Befunde mitgeteilt, obwohl mir bewußt ist, daß bei der angewendeten Methode, die ja ganz anderen Zielen diene, noch manches unbeantwortet bleiben muß, was zur Kenntnis der Großhirnsichel und ihrer Strahlung notwendig ist. Da die Falx cerebri vom Hirnschädel aus, dieser aber in erster Linie, wenn auch nicht allein im Zusammenhang mit dem Gehirn verständlich ist, wurden einige Bemerkungen über die Hirn-Schädel-Relationen eingefügt. Das untersuchte Material ist zu klein um die erhebliche Variation erkennen zu lassen.

Das Material entstammt den Sammlungen des Zoologischen Institutes zu Erlangen, den Museen zu München und Wien, sowie den Sammlungen der Anatomischen Institute zu Frankfurt, Köln, München und Wien. Die Hirnsammlung des Max-Planck-Institutes für Hirnforschung zu Gießen, sowie des Edinger-Institutes zu Frankfurt konnten verwendet werden. Für Rat und Hilfe danke ich Herrn Prof. H. Spatz (Gießen), sowie den Professoren Cohrs (Hannover), v. Hayek (Wien), Haltenorth (München), Heiss (München), Klatt (Hamburg), Krücke (Frankfurt), Dr. h. c. E. Mohr (Hamburg), Niessing (Marburg), Baron Rokitsky (Wien), Sedlmeyer (München), Stammer (Erlangen) und Veit (Köln). Ein herzlichstes Wort des Dankes schulde ich meinem Freunde D. Starck, der mir nicht nur mit Material aushalf, sondern auch jederzeit sein Institut zur Arbeit zur Verfügung stellte.

II. Befunde

1. *Prosimii*

Die Sichel der Halbaffen ist durch die Untersuchungen Hochstetters (1942) und Starcks (1953) genauer bekannt, als die der höheren Primaten. Über die *Tupaioidea* fehlen noch Befunde.

Von der sehr artenreichen Gattung *Lemur* untersuchte Hochstetter *variegatus* an einem adulten Tier, Starck *catta* und einen Neonatus von *macaco*, ich selbst einen Neonatus, oder doch sehr junges Stück von *mongoz*, dessen Gehirn leidlich konserviert war (Abb. 1). Die Artenmannigfaltigkeit der Gattung *Lemur* erklärt die z. T. stark abweichenden Befunde Hochstetters und Starcks. Nach ersterem ist bei *variegatus* die Sichel okzipital am schmalsten, „verbreitert sich dann aber in frontaler Richtung ganz

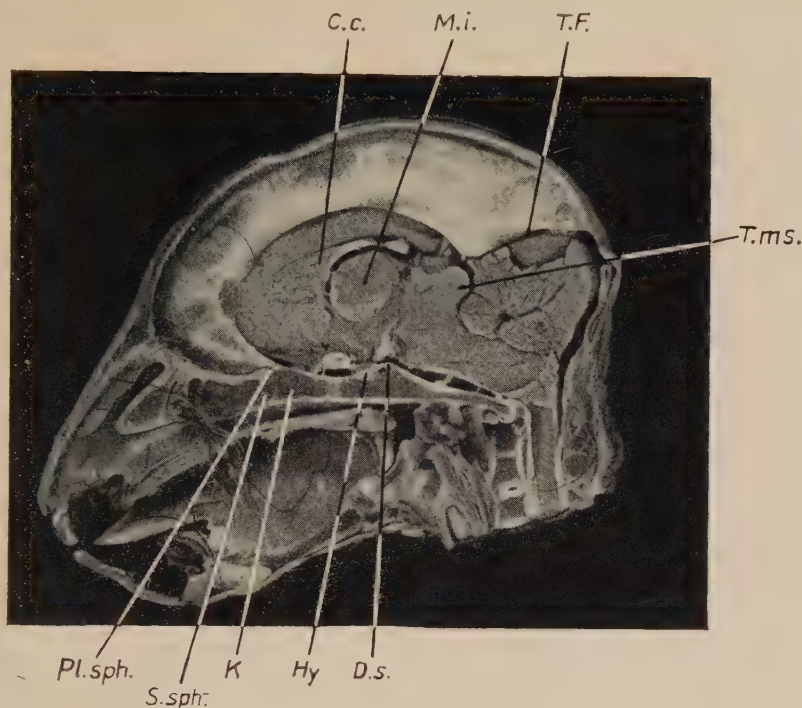


Abb. 1 a

allmählich, wobei sich ihr Rand der Oberfläche des Balkens immer weiter nähert, bis er endlich im Bereiche der parietalen Fläche des Genu corporis callosi diese berührt, um sich erst dort wieder von ihr zu trennen, wo der basiale Kontur des Balkendurchschnittes in okzipitaler Richtung abbiegt" (a. a. O. S. 83). Dagegen berichtet Starck von *L. catta* und *macaco*: „Die Falx cerebri zieht bei beiden Altersstadien ... in flachem Bogen nach vorn und bleibt in einem erheblichen Abstand vom Balken. Etwa über dem vorderen Drittel des Corpus callosum ist die Falx am schmalsten... Von dieser Stelle an biegt die Falx nach unten ab und kommt beim Erwachsenen dem Genu corporis callosi ganz nahe, während beim Neugeborenen auch in diesem Bereich der Abstand zwischen Sichelrand und Balkenknie nur mäßig verringert wird" (a. a. O. S. 176). Starcks Befund stimmt mit dem von mir an *mongoz* erhobenen völlig überein. Die Sichel ist hier überall fast gleich breit, nur über dem Tentoriumanschnitt ist sie etwas breiter. Ihr freier Rand bildet einen oval gerundeten Bogen, angefangen von der Spitze des Tentoriumschlitzes bis zur An-



Abb. 1 b

heftungsstelle am Planum spenoideum, wobei er überall in erheblichem Abstand von der Oberfläche des sehr schmalen, von der Basis cranii aus betrachtet, nach nasal etwas abfallenden Corpus callosum bleibt. Leider war das Gehirn im Kleinhirn-Balkenwinkel¹⁾ so mangelhaft konserviert, daß über die Topo-

¹⁾ Unter „Kleinhirn-Balkenwinkel“ verstehe ich das Gebiet, das vom Splenium corporis callosi, vorderer Kleinhirnfläche, medialer Rindenfläche der Hemisphären und dem Tectum mesencephali begrenzt wird. Der Kleinhirn-Balkenwinkel enthält den okzipitalen Teil der Cisterna ambiens (Cist. fissurae transversae), die Schlinge der Vena cerebialis magna und Epiphyse und Recessus suprapinealis des Zwischenhirndaches. Der Kleinhirn-Balkenwinkel ist eine stammhirnwärts gerichtete Ausbuchtung der Kreuzungsstelle der Fissura interhemisphaerica und Fiss. cerebro-cerebellaris, die sich nach vorne in die Fissura telo-diencephalica, nach hinten in den Spalt zwischen Velum medullare anterius und Kleinhirn öffnet. Es ist eine Region mit außerordentlich wechselnden anatomischen Verhältnissen, eben mit der verschiedenen Differenzierung der begrenzenden Hirnteile. Von einem Kleinhirn-Balkenwinkel kann nur bei Formen mit entwickelten Balken gesprochen werden, also bei monodelphen Säugern, nicht bei Monotremen und Marsupialiern.

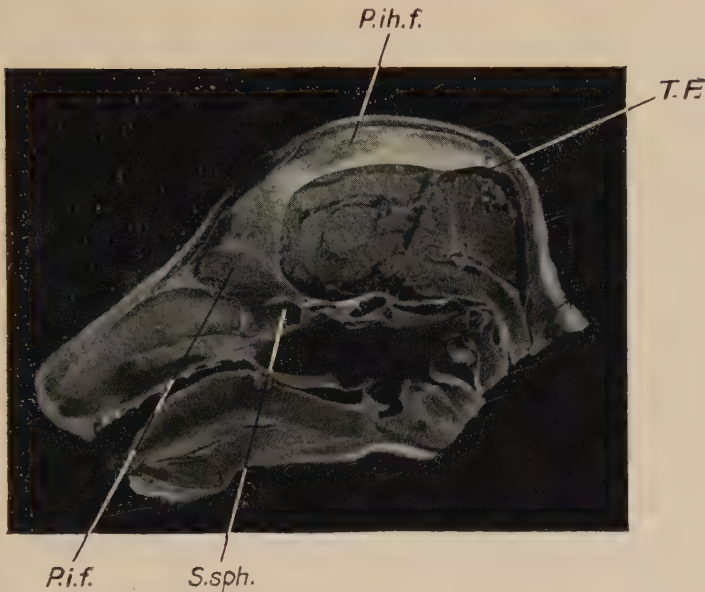


Abb. 1c

Abb. 1. Darstellung der Falx cerebri an dicht paramedian durchschnittenen Köpfen von Halbaffen. a *Lemur mongoz*, Jungtier; Original im Zoologischen Staatsmuseum Hamburg. Falx vollständig entwickelt, ausgeprägte Klinorhynchie, dazu basiale Kyphose im Bereiche des Praesphenoid; vgl. den etwa gleichaltrigen *Lemur macaco*. b *Lemur macaco*, Neonatus: Original Senckenbergische Anatomie, Frankfurt. c *Arctocebus* sp., Jungtier: Original im Zoologischen Staatsmuseum Hamburg. Falx vollständig entwickelt mit sehr deutlicher Pars interbulbaris falcis, die durch weiß erscheinenden Strahlenszug gegen die Pars interhemisphaerica falcis abgesetzt ist. Die basiale Dura parietalis ist am Basioccipitale beim Durchschneiden abgerissen. C. c. Corpus callosum; D. s. Dorsum sellae; Hy Hypophyse; K Kyphose im Bereiche des Praesphenoid; M. i. f. Massa intermedia; P. i. f. Pars interbulbaris falcis; P. ih. f. Pars interhemisphaerica falcis; Pl. sph. Planum sphenoidum, Anheftungsstelle der Falx an der Schädelbasis; S. sph. Sinus sphenoidus (vgl. Text S. 288); T. ms. Tectum mesencephali. A und C Originalphotos, B nach Starck (1953)

graphie dieser Region nichts auszumachen war. Hinsichtlich der Stellung des Balkens im Schädelraum weicht also mein Befund von dem ab, den Starck (a. a. O. S. 176) an dem Neonatus von *macaco* erhob und stimmt mit dem von Hochstetter und ihm selbst an erwachsenen Tieren gewonnenen überein. Die Sichelstrahlung ist an dem mir vorliegenden Tier nur undeutlich ausgeprägt.

Die vordere Strahlung setzt sich aus zwei Faserzügen zusammen, deren erster basal an dem nur mäßig cerebral aufgewölbten Planum sphenoidum an der Anheftungsstelle der Falx occipital der Fossa olfactoria entspringt und im freien Rand des vordersten Sichelabschnittes frontal ziehend etwa in Höhe des Balkenknie

den zweiten Abschnitt der vorderen Sichelstrahlung kreuzt. Von der Ursprungsstelle des eben beschriebenen Faserzuges geht aber noch ein schwächeres Bündel ab, das stärker nach frontal und nasal geneigt ist und an die Dura parietalis über der ganz flachen Fossa olfactoria herantritt. Fast genau an dieser Stelle des Frontale beginnt der zweite Hauptzug der Vorderstrahlung, der scharf okzipital gerichtet ist und parietal des Balkens in den freien Sichelrand eintritt, diesen verstärkend, aber in Höhe des Splenium nicht mehr differenziert nachweisbar ist. Über dem Tentorium ist die Sichel gleichmäßig verstärkt, weniger durchscheinend, läßt aber an meinem Präparat keine Faserzüge erkennen. Die dünnste Stelle der Falx findet sich zwischen dem Verlauf des Sinus sagittalis superior und dem durch den oben beschriebenen zweiten Hauptzug der vorderen Strahlung verstärkten freien Sichelrand.

Einige Beobachtungen über Schädel und Gehirn seien mitgeteilt. Der Schädel ist, wie schon Starck für die Gattung *Lemur* feststellte, eindeutig klinorhynch. Die stärkste Knickung liegt präbasial, doch beginnt schon in Höhe des wenig prominierenden Limbus sphenoides eine mäßige Kyphose, die sich an der chonanal Fläche der Basis deutlicher ausprägt als an der Cerebralfäche, die durch die Hirnform etwas modelliert ist. Ein gut differenziertes Dorsum sellae ist vorhanden, ebenso sämtliche Basisfugen an typischer Stelle. Ein Sinus sphenoides im eigentlichen Sinne ist nicht vorhanden, doch bildet das Cavum nasi eine in das Präsphenoïd reichende Ausbuchtung, die nicht abgegliedert ist, Turbinalia beherbergt und gegen das Cavum cranii durch den basialen Anteil der Siebplatte abgeschlossen wird. Letzteren Befund kann man auch an Schädeln erwachsener *Lemur*-Arten erheben.

Daß das neugeborene Tier noch im Bereiche der Basis eine mäßige Kyphose aufweist, die erheblich schwächer ist als der Knick, der präbasial den Kiefer nach ventral abwinkelt, ist hervorzuheben, da Starck (a. a. O.) bei dem von ihm untersuchten *L. macaco* Neonaten eine völlig gestreckte Basis fand (Abb. 1B). Bei Schädeln erwachsener Tiere von *L. variegatus* liegt die Kyphose präbasial, was ich auch für den erwachsenen *L. mongoz* annehmen möchte. Ob der mäßige basiale Knick, der oben an dem Jungtier beschrieben werden konnte, im Laufe des postnasalen Wachstums verstrichen wird, bleibt noch offen. Jedenfalls kommen bei *Propithecus*, der

sicher in den engeren Verwandtschaftszusammenhang der *Lemuroidea* gehört, regelmäßig präselläre Basiskyphosen vor (Hofer 1953b, S. 267, Abb. 5a). Die Formen der Basiskyphosen bei Halbaffen sind noch längst nicht bekannt; wir müssen deshalb Wert darauf legen, sie möglichst detailliert zu erfassen, weil auch bei höheren Affen und beim Menschen basiale und präbasiale Kyphosen auftreten, die verschieden liegen, von Bedeutung für die Gestaltung des Schädels sind und die morphologisch nur von der stammesgeschichtlich tieferen Form her verstanden werden können.

Das Cavum cranii des Neonaten *L. mongoz* zeigt nicht die langgestreckte Form, die wir bei den erwachsenen Tieren großer Lemuren finden. Dieselbe Form zeigt auch das Gehirn, dessen Bulbi olfactorii wenig von den Stirnlappen nach nasal überwölbt werden. Erstere schmiegen sich von basal an letztere dran, so daß ein der Außenform nach einheitlicher „Frontalpol“ des Gesamthirnes entsteht. Schon Starck wies darauf hin, daß im Zusammenhang damit die Fossa olfactoria sehr flach ist und nur als Delle erscheint, die nasal das sonst einheitliche Cavum cranii abschließt. Man kann annehmen, daß bei erwachsenen Stücken von *L. mongoz*, im Zusammenhang mit der Streckung des Schädels, eine zunehmende Abflachung der bei dem Neonaten noch stark hirnwärts vorspringenden Orbitaldächer erfolgt, durch die die Bulbuskammer noch mehr abgeflacht wird. Die Hinterhauptslappen der Hemisphären überlagern das Kleinhirn fast zur Gänze.

Eine Überraschung brachte die leider Letztes nicht klärende Untersuchung von *Microcebus murinus*, von dem mir nur ein Kopf zur Verfügung stand. *Microcebus*, *Phaner* und *Cheirogaleus* werden als Subfamilie *Cheirogaleinae* der Familie *Lemuridae* zugerechnet (Simpson 1945; Hill 1953); die endgültige systematische und phylogenetische Zuordnung steht noch aus (vgl. Hill a. a. O. S. 318). Als undifferenzierte Primitivformen kann man die nur rezent bekannten, rein madagassisch verbreiteten höchstens rattengroßen Tiere nicht auffassen, obwohl sie zahlreiche ursprüngliche Merkmale aufweisen und in einer noch unklaren Grenzstellung zu den Galagos stehen, denen sie zeitweilig zugerechnet wurden.

Der Kopf des Tieres hatte eine Gesamtlänge von etwa 26 mm und ist ausgeprägt klinorhynch mit präbasialer Kyphose. Die Schädelbasis ist gestreckt, die Nase liegt subcerebral (Starck 1953).

Das Cavum nasi schiebt sich hinten unter die mit der Schädelbasis fast gleichsinnig verlaufende, nur etwas höher liegende Siebbeinplatte und reicht mit einer kleinen Ausbuchtung in das Präspheonoid, welches nasenwärts an Höhe zunimmt, wodurch nasal des Chiasma eine deutliche Stufung der Cerebralfäche der Basis entsteht, deren choanale Fläche gerade bleibt. Der höchste Punkt der Basis liegt etwa in Höhe der Sphen-ethmoidalfuge. Über diese gestreckte Basis wölbt sich, gleichmäßig nach okzipital ansteigend, das Schädeldach, das in gleichmäßiger, etwas schärferer Rundung, in die Nackenfläche des Schädels übergeht. Diese Form des Überganges ist typisch für körperkleine und daher relativ hirngroße Formen. Das relativ große Hinterhauptsloch weist rein nach hinten. Die Stirnfläche des Schädeldaches fällt gleichmäßig, ohne Knick in den Nasenrücken ab. Es bleibt noch zu erwähnen, daß die Basis hinter dem Dorsum sellae eine, auch an der Pharyngealfäche erkennbare Impressio „pontis“¹⁾ aufweist. Stirnhöhlen fehlen.

Der Schnitt durch den alkoholkonservierten Kopf mit gut erhaltenem, aber keine Einzelheiten mehr zeigendem Gehirn, war zu dicht median geführt worden, so daß die Sichel leider nasal zerfetzt war. Immerhin ließ sich mit Sicherheit erkennen, daß vom Anheftungspunkt des Firstes des Zelles an die Innenfläche des Hinterhauptes an bis in Höhe des Balkenwulstes nur eine den Sinus sagittalis superior einschließende Sichelstele vorhanden

¹⁾ Weitere Untersuchungen an Affen ließen erkennen, daß die als Impressio pontis aufgefaßte Delle okzipital des Dorsum sellae (Hofer 1953, Starck 1953) nicht auf Vorhandensein und Form der Brücke schließen läßt. Zwischen dem Pons und der Schädelbasis und der Wurzel des Dorsum sellae liegt der dem Blutleitersystem zugehörige Plexus basialis. Soweit ich an median durchschnittenen Köpfen sehe, schmiegt er sich der an der Stelle meist etwas vertieften Schädelbasis eng an, während die Innenfläche derselben und die Basalfäche der Brücke und des verlängerten Markes durchaus nicht der inneren Basis cranii kongruent sind. Die Impressio „pontis“ ist demnach eine Impressio plexus basialis. Daß aus dem Auftreten einer solchen Impression nicht auf die Brücke geschlossen werden kann, ist für die Deutung von Endokranielausgüssen wichtig. Soweit ich an vorliegenden Präparaten sehen kann, wird der Plexus basialis manchmal durch einen einheitlichen quer-verlaufenden Blutleiter ersetzt. Außerdem können im inneren Dura-blatt von der Okzipitalfläche der Wurzel des Dorsum sellae ausgehend und mit ihm zusammenhängend Ossifikationen auftreten, die den Plexus etwas überlagern.

ist, die nach vorne zu von hier ab allmählich an Höhe gewinnt und vor dem Balkenknie zur Basis herabsinkt. Da der nasale Teil der hauchdünnen Falx zerfetzt war, kann nicht gesagt werden, bis zu welchem Punkte der Basis ihre Anheftung reicht und wieviel der medialen Hemisphärenfläche nasal des Balkenkniees und der Lamina terminalis von der Sichel unbedeckt bleibt. Da an der Siebbeinplatte in der Medianen noch Reste der Sichel angeheftet vorgefunden wurden, nehme ich an, daß eine Pars interbulbaris fascis schon voll entwickelt ist, ähnlich wie wir es bei manchen Insectivoren finden, daß aber die Pars interhemisphaerica erst in der Differenzierung begriffen ist. Das Tentorium zeigt typische Ausbildung, keine Ossifikationen und einen sehr schmalen, hohen Schlitz. Die durch das Tentorium abgegliederte Fossa cerebellaris ist relativ klein. Die Augen sind verhältnismäßig groß und drängen die Orbitaldächer stark hirnwärts vor, so daß nicht nur mächtige, bis zu den Schläfenpolen reichende Orbitalimpressionen beiderseits entstehen, sondern auch die Fossae olfactoriae lateral komprimiert erscheinen; sie sind durch einen deutlichen Limbus oder Jugum (Limitans fossae olfactoriae), gegen die Hemisphärenkammer abgegrenzt. Die Bulbi olfactorii sind nicht umfangreich, liegen aber zur Gänze nasal der Hemisphären und bleiben von diesen unbedeckt. Man muß darin aber kein primitives Merkmal erblicken, sondern kann das Lageverhältnis zwischen Riechkolben und Hemisphären auch als Folge der großen Augen auffassen, die die noch wenig differenzierten Hemisphären zurückdrängen. Die Schläfenlappen springen stark nach basial vor und untergreifen die Orbitae etwas — was auch bei höheren Affen andeutungsweise vorkommen kann —, und schieben sich sehr dicht an die Mitte der Basis cranii heran. Das Cerebellum wird okzipital von den Hemisphären nicht bedeckt und liegt lateral zum größten Teile frei. Soweit nach dem vorliegenden Präparat, das das Stammhirn leider nicht sehr gut erkennen läßt, beurteilt werden kann, findet sich keine nennenswerte Hirnkyphose. Letzteres würde auch mit der Form der Schädelbasis und des Cavum cranii übereinstimmen, doch sind diese beiden keine Indikatoren für eine Hirnkyphose, bzw. deren Ausmaß oder Fehlen.

Von Le Gros Clark (1931) und Hill (1953) wurde der primitive Charakter des Gehirnes von *Microcebus* besonders betont. Die geschilderten Sichelverhältnisse würden damit übereinstimmen.

Bei *Daubentonia madagascariensis*¹⁾ ist die Falx ähnlich ausgebildet wie bei *Lemur*. Der freie Rand der durchscheinend dünnen Falx schwingt sich in steilem, okzipital konkavem Bogen zum Genu corporis callosi empor, das er fronto-parietal fast berührt. Von hier hebt sie sich wieder von der Parietalfläche des Balkens ab und zieht in sehr flachem, basial offenen Bogen nach okzipital, wo sie in den kurzen First des Tentorium übergeht. Hier bilden Falx und Tentorium einen kurzen, zipfelartigen Vorsprung, der auf den Kleinhirn-Balkenwinkel hinweist, aber nicht in ihn eintritt. Mit dem Ende dieses Durazipfels ist das Corpus pineale verbunden. Die Falx hat ihre größte Breite frontal; parietal des Balkens ist sie am schmalsten. Die Form der Sichel von *Daubentonia* ähnelt am meisten der von *Lemur*; die Pars interbulbaris falcis ist sehr umfangreich. Die Sichelstrahlung zeigt keine Besonderheiten gegenüber den anderen Halbaffen.

Von der Unterordnung der *Lorisiformes* sind Vertreter der beiden Entwicklungsreihen, der *Galaginae* und *Lorisiae*, durch Hochstetter und Starck bekannt geworden. Beide Autoren fanden bei *Loris* eine wohlausgebildete Sichel, die parietal stark verschmälert ist, so daß der vordere Sichelabschnitt erheblich breiter ist als der okzipitale und der freie Rand der Falx vor dem Balkenknie rechtwinkelig nach basial abbiegt. Nach Starck (a. a. O. S. 185) ähnelt die Falx von *Nycticebus* der von *Lemur*, wie sie dieser Autor bei der Gattung vorfand. Ich hatte durch Starcks Entgegenkommen die Möglichkeit, den Originalschädel von *Nycticebus coucang* nochmals zu untersuchen (Abb. 2). Die vollentwickelte Sichel ist sehr zart und durchscheinend, läßt aber deutlich die Faserstrahlung erkennen. Die umfangreiche Fossa olfactoria liegt subcerebral, nur ihr nasalstes Ende überragt etwas

¹⁾ Erst nach Drucklegung dieser Arbeit erhielt ich durch Herrn Dr. K. Zimmermann (Berlin) zwei Köpfe mit gut erhaltenen Weichteilen von dieser Gattung. Eine ausführliche Bearbeitung wird im Anat. Anz. zu einem späteren Zeitpunkt erscheinen. In knapper Form seien hier die Befunde an der Falx dargestellt. Über den Schädel von *Daubentonia* vgl. Starck (1953). Da diese Gattung fossil unbekannt ist und zu einer sehr einseitigen arborikol-nagerähnlichen Lebensweise übergang zu der sie durch Sonderspezialisierungen befähigt ist, war sie systematisch schwer einzuordnen. Nach der heute gültigen und nach anatomischen Befunden wohl auch richtigen Auffassung, würde sie von einem lemurenähnlichen Ausgangstypus abzuleiten sein (Simpson 1945; Hill 1953; Fiedler 1954).

die Höhe der Stirnpole der Hemisphären. Im Zusammenhang mit der Größe der Riechkolben steht auch die sehr umfangreiche Pars interbulbaris falcis, die sehr zart ist. Die Basis cranii zeigt eine mäßige praeselläre Stufung ihrer Cerebralfläche. Ihr höchster Punkt entspricht dem Limbus sphenoides, von wo ein allmählicher Abfall



Abb. 2. *Nycticebus coucang* (Lemuroidea), nach Starck (1953)

in die Fossa olfactoria erfolgt. Hier, sowie an der medianen Leiste der Lamina cribriformis erfolgt der Ursprung der Pars interbulbaris. Der freie Sichelrand steigt von der Basis aus fast senkrecht empor, zieht hart am Balkenknie vorbei und überwölbt das Corpus callosum erheblich, nur unmerklich nach okzipital absinkend. Die stärkste Krümmung des Sichelrandes, ungefähr einem rechten Winkel entsprechend, liegt frontal über dem Balkenknie. Hier findet sich auch ihre schmalste Stelle: nach okzipital verbreitert sich die Sichel nur unwesentlich. Daher senkt sich die Sichel auch nicht in den Kleinhirn-Balkenwinkel ein, was wieder mit der relativen Kürze des Tentoriumfirstes zusammenhängen könnte. Damit im Einklang steht die noch primitive Hirnform, der die Form des Cavum cranii entspricht. Die Hinterlappen der Hemisphären überlagern das Kleinhirn nur in dessen vorderstem Abschnitt; vgl. dagegen *Loris*.

Die Sichelstrahlung läßt alle Komponenten erkennen, die wir auch bei höheren Affen finden. Von dem basialen Anheftungspunkt der Pars interbulbaris am Planum sphenoidum zieht ein Strahlenfächer in dieselbe ein, zieht aber nicht völlig über sie hin. Das hinterste Bündel dieses, der Vorderstrahlung zuzurechnenden Fächers, verläuft im freien, steil ansteigenden Sichelrand, und trifft über dem Balkenknie mit dem fronto-parietalen Faserzug zusammen. Am Anheftungsrande der Pars interbulbaris an der Siebplatte findet sich eine leistenartige, keine strahlige Struktur zeigende, bindegewebige Verdichtung des sonst hauchzarten Septums. Die vordere Hauptstrahlung, die fronto-okzipital verläuft, beginnt ein kleines Stückchen über dem Rande der Fossa olfactoria und zieht teilweise im freien Sichelrande, insbesondere im vorderen Abschnitt. Hier trifft der vordere Hauptzug mit dem ersterwähnten, ethmofrontalen zusammen. An der Kreuzungsstelle entsteht aus beiden Zügen eine etwa radiärstrahlige Bindegewebsplatte. Im parietalen Verlaufe des vorderen Hauptzuges treten mehrfach schwächere Bindegewebsstreifen an den Sinus sagittalis superior heran. Über dem Balkenwulst fächert die Vorderstrahlung stark auf und wird von der Hinterstrahlung, mit der sie hier zusammentrifft, überdeckt. Die Hinterstrahlung steigt in zwei außerordentlich kräftigen, aber kurzen und breiten Faserzügen vom Tentoriumfirst aus empor. Die vorderen Züge der Hinterstrahlung fächern nach frontal und parietal auf und ziehen teils zum Sinus sagittalis superior empor, teils verlaufen sie in typischer, immer wieder gefundener Weise im freien Rande der Sichel. Die okzipitalen Faserstrahlen ziehen nach hinten an das Schädeldach.

Der Schädel von *Arctocebus* (Abb. 1), der mir vorlag, ist eindeutig klinorhynch. Die Nasenhöhle liegt fast völlig subcerebral und untergreift die Fossa olfactoria zur Gänze, nach okzipital, eine kleine Ausladung in das Präsphenoïd bildend. Die Lamina cribiformis ist gegen die Schädelbasis etwas frontal eleviert. Letztere ist, abgesehen von einer nicht nennenswerten postsellären Lordose, völlig gestreckt. Ihr höchster Punkt liegt dicht hinter der Bulbuskammer am Präsphenoïd, wo letzteres durch einen Wulst diese abgrenzt. Das Cavum cranii zeigt fast dieselbe Form im Medianschnitt wie bei *Microcebus*, nur ist es etwas schlanker. Die Sichel ist parietal und okzipital am schmalsten. Sie senkt sich nicht in den Kleinhirn-Balkenwinkel ein, was

vermutlich auch mit der relativen Kürze des Tentoriumfirstes zusammenhängt. Die Verbreiterung der Sichel erfolgt erst nasal des Balkenknie, wo ihr freier Rand in scharfer Rundung nach basial abbiegt und dicht hinter der Fossa olfactoria auf dem Präsphäenoid ansetzt. Der Zustand des Gehirnes ließ keine Entscheidung zu, ob die Sichel das Balkenknie berühre. Der breiteste Teil der Sichel ist also der nasale, wo die Pars interbulbaris sehr deutlich durch einen Faserzug von der Pars interhemisphaerica geschieden ist. Dieser Strahlenzug zieht von der basialen Anheftungsstelle der Sichel schräg frontal und parietal zu der vorderen Begrenzungsstelle der Fossa olfactoria. Hier trifft der Schnitt auch einen nach lateral ziehenden, aus dem Sinus sagittalis superior sich entwickelnden Blutleiter, über dessen weiteren Verlauf nichts in Erfahrung gebracht werden konnte. Der eben erwähnte, die Pars interbulbaris falcis hinten begrenzende Faserzug ist ein Teil der wohlentwickelten vorderen Sichelstrahlung, deren Hauptzug im freien Sichelrand als kräftiges, aber schmales Bündel verläuft, das sich parietal auffasert. Hier sind einige Züge der hinteren Strahlung zu erkennen, die sich mit den eben erwähnten der vorderen kreuzen. Die hintere Sichelstrahlung ist weniger differenziert als die vordere; okzipital erscheint die Sichel gleichmäßig verdickt.

Galago wurde durch Starck (a. a. O. S. 186) untersucht, der die schmalste Stelle der Falx wieder über dem Balkenknie findet. Der freie Sichelrand, der in deutlichem Abstand vom Corpus callosum bleibt, geht bogenförmig in den frontalen Teil über. Auch hier werden Faserzüge gefunden, die die Pars interbulbaris von der P. interhemisphaerica falcis sondern.

Die seit dem Paleozän nachgewiesenen, in geologischer Vergangenheit sehr formenreichen *Tarsiiformes*, sind heute nur mehr in der Reliktform *Tarsius* erhalten, den ich untersuchen konnte¹⁾.

Die am Schädel von *Tarsius* erhobenen Befunde, die Starck (a. a. O. S. 188 ff.) mitteilte, stimmen bis ins Letzte mit den meinigen überein, so daß ich nur die Sichelverhältnisse darstelle, um so mehr, als ich auch in der morphologischen Deutung des Schädels völlig mit Starck übereinstimme. Die Falx ist so zart, daß es ein Glücksfall ist, wenn sie beim Durchschneiden des Schädels

¹⁾ An dieser Stelle sei nochmals Fräulein Dr. h. c. Mohr, Staatsmuseum Hamburg, von Herzen gedankt, die mir das wertvolle Stück zur Untersuchung überließ.

nicht zerstört wird. Der mir vorliegende Kopf war in Alkohol konserviert, was der Erhaltung des Gehirnes abträglich war. Im parietalen und okzipitalen Abschnitt findet sich nur eine Sichel-leiste, die den Sinus sagittalis superior einschließt. Okzipital wird die Leiste etwas höher als parietal, so daß man schon von einem Beginn der Sichelbildung sprechen könnte. Am Zusammenfluß des großkaliberigen Sinus rectus mit dem oberen Längsblutleiter, also ganz okzipital, findet sich eine geringe schwimnhautartige Verbindung zwischen dem kurzen Tentorium und dem hintersten Abschnitt der Sichel-leiste. Der Sinus rectus geht nach vorne in eine anfänglich sehr starke, rasch aber an Kaliber verlierende Vene über, die dem Balken parietal anliegt und wohl dem Sinus sagittalis inferior entsprechen dürfte. Ihr weiterer Verlauf wurde nicht verfolgt, um das etwas brüchige Präparat nicht zu zerstören. Parietal gewinnt die Sichel-leiste unvermittelt an Höhe, so daß von hier ab ein frontaler interhemisphärischer Sichelteil gebildet wird, dessen freier Rand dicht vor dem Balkenknie zur Basis niederzieht, wo sich die Sichel am Planum sphenoidaleum und der Lamina cribrosa befestigt. Die kleine Fossa olfactoria wird durch die Pars interbulbaris falcis geteilt. Die Sichel ist überall durchscheinend dünn, erheblich zarter als bei anderen Formen und läßt keinerlei Faserstrahlung erkennen.

2. *Ceboidea (Platyrrhina)*

Bei den Neuweltaffen (*Ceboidea*) waren die Verhältnisse der Falx cerebri noch viel weniger bekannt als bei denen der Alten Welt. Hochstetter untersuchte *Alouatta (Myctes)* und *Leontocebus*, mir lag *Alouatta*, *Callithrix* und *Saimiri* vor. Der Kopf des letzteren zeigte ein leidlich gut fixiertes Gehirn und ungestörte Sichelverhältnisse. Das Cavum cranii ist okzipital erheblich höher als nasal, so daß es im Medianschnitt nach vorne allmählich abfällt, während die Hemisphären, die okzipital das Kleinhirn völlig überlagern, und, bei horizontal orientierter Schädelbasis, nach hinten überragen, nach nasal übergekippt erscheinen. Die beiden Orbitaltrichter sind medial soweit zusammengedrückt, daß zwischen ihnen eine zarte, membranöse Scheidewand stehen bleibt, die nasal des Sulcus chiasmatis und gaumenwärts des Stirn- und Riechhirnes liegt. Eine Fossa olfactoria ist als deutliche nasal und etwas gaumenwärts gerichtete Ausbuchtung des Cavum cranii vorhanden.

Sie wendet sich von hinten und oben vor dem Septum interorbitale zur Nasenhöhle herab. Ihre basale Wand geht im Medianschnitt in gleichmäßiger cerebral konvexer Krümmung in das Planum sphenoidale über. Soweit das vorliegende Präparat zeigt, ist der höchste Punkt der Basis nicht im Limbus sphenoidale, sondern dicht okzipital der Fossa olfactoria auf dem erwähnten Planum gelegen. Die Falx scheidet die Riechkolben-grube in die beiden Bulbuskammern. Ihre vordere Anheftungs-stelle liegt auf der sehr kleinen Siebplatte und reicht von hier okzipital auf das Planum sphenoidale, etwa bis zu dessen halber Länge, wo sie mit nach hinten gerichteter Spitze ausläuft. Von hier zieht der freie Rand der Sichel in weitem Bogen um den langen und sehr schmalen Balken herum, ohne ihn zu berühren und ohne in den Balken-Kleinhirnwinkel hineinzureichen. Die Vereinigung mit dem Tentorium erfolgt parietal dieser Stelle am vorderen und oberen Rand des Cerebellum. Die Krümmung des freien Randes der Falx ist frontal am stärksten und hier auch okzipital konkav, während sie parietal am schwächsten und basial konkav ist. Von der medialen Hemisphärenfläche bleibt ein Streifen rund um die Lamina terminalis und den Balken, sowie das Gebiet im Kleinhirn-Balkenwinkel frei. Schon bei *Saimiri* kann vordere und hintere Sichelstrahlung unterschieden werden. Erstere beginnt als sehr deutlicher Faserzug an der Anheftungs-stelle frontal der Fossa olfactoria; in derselben ist die Pars inter-bulbaris fascis hauchdünn und durchscheinend. Bei geeigneter Beleuchtung ist ein zweiter vorderer, schwächerer Strahlzug zu erkennen, der okzipital der Fossa olfactoria am Planum sphenoidale beginnt und, frontal und parietal ziehend, den freien Rand des frontalen Sichelabschnittes verstärkt. Die vorderen Strahlzüge, die frontal der Fossa olfactoria entspringen, treten ziemlich genau parietal des Balkenkniees in den freien Sichelrand ein, der dadurch versteift wird. In Höhe der halben Länge des Balkenkörpers treten die vordersten Bündel der okzipitalen Strahlung, die ebenfalls im freien Sichelrand verlaufen, an die Züge der Vorderstrahlung heran. Die Züge der hinteren Strahlung treten im okzipitalen Teil der Sichel weniger deutlich hervor, als in jenem, der dem freien Rande genähert ist, wo sie flach nach parietal und frontal aufgefächert erscheinen. Im Bereiche der Strahlungen ist die Falx verdickt und kaum oder überhaupt nicht durchscheinend, während sie zwischen Schädeldach und

vorderem Strahlenzug, am vorderen Teil des freien Randes und im interbulbären Teil hauchdünn ist. Die Sichel ist im interhemisphärischen Teil am schmalsten über dem Balkenknie und nimmt von hier an allmählich an Höhe zu, um im okzipitalen, über dem Kleinhirn gelegenen Teil ihre größte Höhe zu erreichen. Der Sinus sagittalis superior und der Sinus rectus konnten nachgewiesen werden, nicht der Sinus sag. inferior.

Von *Leontocebus* berichtet Hochstetter nur, daß Sichel und Zelt denen von *Alouatta* sehr ähnlich sei. Das mir vorliegende Präparat von letzterem läßt detailliertere Studien nicht mehr zu. Über die Form der Schädelhöhle sei auf Leche (1912), Bolk (1915), Hochstetter (1942) und Hofer (1953) verwiesen. Es besteht kein Zweifel, daß *Alouatta* die meist abgeleitete rezente Cebidenform ist, was besonders wieder im Bau des Gehirnes zum Ausdruck kommt, dessen kennzeichnende Streckung sekundär ist. Die Pars interbulbaris falcis kann bei *Alouatta* weitestgehend ossifizieren, war es jedoch bei dem mir vorliegenden alten Männchen nicht. Die Feststellung Hochstetters (a. a. O. S. 86), daß die Sichel nasal am schmalsten ist und nach hinten zu an Höhe allmählich gewinnt, um hinter dem Balkenwulst am breitesten zu sein, kann an unserem Präparat bestätigt werden. Dieses zeigt auch über dem Balken eine sehr ausgeprägte Sichel fenestration. Hochstetter berichtet auch, daß der freie Rand der Sichel den Balkenwulst nahezu berühre (vgl. die Abb. 51, a. a. O.), was auch an meinem Präparat wahrscheinlich ist, aber nicht sicher entschieden werden kann. Von den Sichelstrahlungen können an meinem Präparat nur einige vordere Züge wahrgenommen werden. Im okzipitalen Teil ist die Sichel auffallend dünn.

Callithrix (Hapale) konnte an einem Stück mit wenig gut erhaltenem Gehirn untersucht werden. Die Ähnlichkeit mit *Saimiri* ist auffallend, obwohl beide zu verschiedenen Familien gehören. Der Schädel ist klinorhynch, das Cavum cranii verjüngt sich nach frontal im Medianschnitt etwas stärker als bei *Saimiri*, wölbt sich bei übereinstimmend orientierter Schädelbasis jedoch weniger nach okzipital vor. Die Großhirnhemisphären überlagern zwar das Kleinhirn völlig, aber sie überragen es nicht nach okzipital. Die Großhirnsichel verhält sich ähnlich wie bei *Saimiri*. In der Fossa olfactoria und nach hinten anschließend am Planum sphenoidaleum entspringend zieht sie in nach okzipital mäßig ansteigendem Bogen um die medianen Teile des Endhirnes herum

und scheint den Balken erst über dem Splenium zu berühren; da der Kopf nicht einwandfrei konserviert war, kann nicht entschieden werden, wieweit hier die Annäherung beider Teile erfolgt. Frontal des Balkenkniees und der Lamina terminalis bleibt die Sichel jedoch in erheblichem Abstand von den genannten Teilen, während sie parietal etwas dichter an den schmalen und langgestreckten Balken herantritt. Frontal ist die überall durchscheinend dünne Sichel am schmalsten, nimmt parietal sehr allmählich an Höhe zu und ist am breitesten über dem Tentorium. Der freie Rand der Sichel zeigt frontal die stärkste okzipital konkave Krümmung, die nach parietal zu erheblicher abflacht als bei *Saimiri*, um über dem Splenium corporis callosi die Verlaufsrichtung des Sinus rectus einzunehmen. Der zipfelartige Vorsprung zwischen freiem Rande der Sichel und First des Tentorium, den wir auch bei *Saimiri* fanden, wenn auch in geringerer Ausbildung als bei anderen Affen, fehlt hier ebenso wie bei *Alouatta*. Bei letzterem, wie bei *Saimiri* und *Chrysothrix* reicht die Sichel nicht in den verstrichenen Kleinhirn-Balkenwinkel hinein¹⁾. Die Strahlung der hauchdünnen Sichel ist frontal und okzipital nur angedeutet und nur mit der Lupe erkennbar.

3. *Cercopithecoidea*

Die Großhirnsichel bei einem Jungtier von *Cynopithecus niger*, dessen Basisfugen noch erhalten sind, ist eine im allgemeinen durchscheinend dünne Membran, insbesondere am freien Rande²⁾. Derb, mit gerichteten Faserzügen ist die Sichel nur am Umschlagsrande am Schädeldach, wo die Dura den Sinus sagittalis umfaßt, ferner etwas schwächer am okzipitalen freien Sichelrande, wo sich dieser zum Splenium corporis callosi niedersenkt, um von hier an unter starker Verdichtung in das Tentorium überzugehen, und schließlich nasal an ihrer Anheftungsstelle an der Lamina cribriformis. Hier ist die Verdichtung erheblich

¹⁾ Soweit ich an dem mir vorliegenden Präparat sehen kann, findet sich bei *Chrysothrix* dieser Winkel nicht, sondern wird von basial her durch das pyramidenartig sich erhebende Tectum mesencephali ausgefüllt. Angedeutet ist dieser Zustand schon bei *Saimiri*. Auffallend ist bei *Chrysothrix* die starke U-förmige, nach basial offene Krümmung des Aquaeductus mesencephali.

²⁾ Diese Mitteilungen sind einem älteren Präparationsprotokoll entnommen, das keine näheren Angaben über die Sichelstrahlungen enthielt.

stärker als am Anheftungsrande der Falx am Planum sphenoidum, der dort liegt, wo das Planum zur Fossa olfactoria allmählich abfällt. Der höchste Punkt der Basis cranii ist der Limbus sphenoides, dicht nasal des Chiasma fasc. opticorum. Von der basialen Anheftungsstelle der Falx am Planum sphenoidum an bleibt ihr freier Rand in erheblichem Abstand vom Balkenknie und schwingt sich fast halbkreisförmig um dasselbe herum, um sich erst etwa in Höhe des Splenium corporis callosi auf die Parietalfläche des Balkens niederzusenken. Von der Medianfläche der Hemisphären bleibt also nur ein Bereich nasal der Lamina terminalis und des Genu, sowie parietal des Balkenkörpers von der Falx unbedeckt. Im Kleinhirn-Balkenwinkel sinkt die Falx bei *Cynopithecus* und *Macaca rhesus* und *nemestrinus* (Hochstetter 1942, Abb. 49, 50; Tafel 9) immer auf die Parietalfläche des Corpus callosum herab. Von *Macaca* lag mir kein Material vor. Diese formenreiche Gattung wurde von Hochstetter an zwei Arten untersucht, der darüber berichtet: „Bei beiden Fomen verhält sich die Falx cerebri insofern ähnlich, als das caudale Ende ihres Randes das Splenium corporis callosi berührt. Während der frontale Teil der Sichel bei *Nemestrinus* breiter ist und mit seinem Rande das Balkenknie beinahe berührt, um sich parietal vom Balken beträchtlich zu verschmälern und dann erst wieder ganz allmählich breiter zu werden, ist bei *S. rhesus* die Sichel in ihrem frontalen Abschnitte ziemlich gleich breit. Auch umgreift ihr Rand in ziemlicher Entfernung vom Balkenknie das letztere. Erst nachdem dieser Rand über die parietale Fläche des Balkenknie gelangt ist, beginnt sich die Sichel allmählich zu verbreitern, bis sie schließlich im Bereiche des Balkenwulstes ihre größte Breite erlangt hat. Jedenfalls wird bei *S. rhesus* durch die Sichel weniger von der medialen Fläche der Hemisphäre verdeckt wie bei *Nemestrinus*“ (Hochstetter 1942, S. 90). Nach dieser Darstellung und den a. a. O. gegebenen Abbildungen stimmt *Macaca rhesus* am meisten mit *Cynopithecus* überein.

Dieselbe Variabilität in der Ausbildung der Großhirnsichel herrscht bei der in zahlreiche Arten aufgesplitterten Gattung *Cercopithecus*, die an gelbkehligen und weißkehligen Meerkatzen untersucht werden konnte. Bei beiden ist die Falx deutlich verschieden. Die Sichel der Weißkehlmeerkatze ist der von *Cynopithecus* ähnlich, nur etwas derber. Der freie Sichelrand ist nur von der basialen Anheftungsstelle bis zur Höhe des Balkenknie

durchscheinend dünn, sonst mäßig durch die Faserzüge der Vorderstrahlung und stark durch die der Hinterstrahlung verstärkt. Die Vorderstrahlung zeigt besonders einen fronto-parietalen Zug, während ethmo-frontale Züge nicht dargestellt werden konnten. Von der Medianfläche der Hemisphäre läßt die Sichel bei der Weißkehlmeerkatze ein größeres Rindengebiet frei als bei der gelbkehligen, bei der sie relativ umfangreicher ist, so daß nur ein kleiner Bezirk der Rinde des Stirnlappens nasal des Balkenknie und der Lamina terminalis freibleibt. Parietal des Balkens senkt sich der freie Sichelrand auf dessen Fläche nieder. Die beiden nächstverwandten Meerkatzen unterscheiden sich in der Ausbildung der Falx in demselben Maße wie die beiden Arten der Gattung *Macaca*, die Hochstetter untersuchte.

Von großen Cercopithecinen konnte ein erwachsenes Paar von *Comopithecus (Papio) hamadryas* untersucht werden. Das Cavum cranii ist im Zusammenhang mit der geringen Entwicklung der Stirnlappen, die bei großen und damit relativ kleinhirnigen Tieren besonders imponiert, und mit der vergleichsweise mächtigen Entwicklung des Kleinhirnes, das von den Okzipitallappen der Hemisphären bedeckt wird, okzipital erheblich höher als nasal (Abb. 3). Die röhrenförmige Fossa olfactoria ist 9 mm lang und 5 mm hoch und wird durch die Medialwände der beiden Orbitae zusammengedrängt. Sie ist scharf nach ventral gewendet, ebenso wie bei allen anderen Pavianen, was durch die sehr ausgeprägte Klinorhynchie dieser langkieferigen Formen verständlich ist. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei den ebenfalls klinorhynchen Makaken und Meerkatzen, sowie *Cynocephalus*. Der Nasenraum liegt unter der Schädelbasis, nicht vor dem Cavum cranii, wie bei orthokranen oder mäßig klinorrhynchen Formen. Die Fossa olfactoria muß also die oben erwähnte Knikung erfahren, um den Anschluß an den Nasenraum zu bewahren. Die basiale Anheftung der Falx erfolgt an der Siebplatte und der nasalen Hälfte des nach vorne abfallenden Planum sphenoidum. Der freie Sichelrand schwingt sich in 15 mm Abstand von der Lamina terminalis über das Balkenknie empor, von dem er nur 3 mm entfernt ist. Von hier an senkt sich, wie bei den bisher beschriebenen Affen, der freie Sichelrand allmählich auf die Parietalfläche des Balkens nieder, berührt sie aber erst über dem Splenium. Im Kleinhirn-Balkenwinkel kommt es zur Vereinigung mit den Platten des Tentorium. Die Sichel folgt nun dem deutlich

bogenförmig nach parietal ausgewölbten First des Zelttes, der in Abb. 3 durch den Anschnitt des Sinus rectus erkennbar ist, um in Höhe des Sinus transversus in die Dura parietalis überzugehen. Die Wölbung des Firstes des Tentorium ist beim weiblichen Tier weniger stark als beim männlichen (Abb. 3). Das durch die Falx und die beiden Tentoriumplatten gebildete Dreieck der Dura septalis senkt sich mit seiner Spitze beim Männchen auch tiefer in den Kleinhirn-Balkenwinkel ein als beim Weibchen. Das hängt damit zusammen, daß bei dem weiblichen Stück, das etwa ein Drittel der Körpergröße des männlichen hatte, das Gehirn gerundete, bei letzterem mehr gestreckte Form hat. Man vergleiche, um dies zu erkennen, die Stellung der Medulla oblongata zum Balkenkörper. Durch die ausgeprägtere Rundung des weiblichen Gehirnes „sinkt“ das Kleinhirn mehr unter die Hemisphären und damit auch der First des Tentorium, so daß letzterer in seinem Verlaufe mehr mit dem des freien Sichelrandes übereinstimmt. Die beiden untersuchten Pongiden gleichen hinsichtlich des Verlaufes von Sichelrand und Tentoriumfirst mehr dem Zustand bei den Pavianen, als dem menschlichen. Infolge der hohen Cerebralisation, die sich vor allem in der Entwicklung des

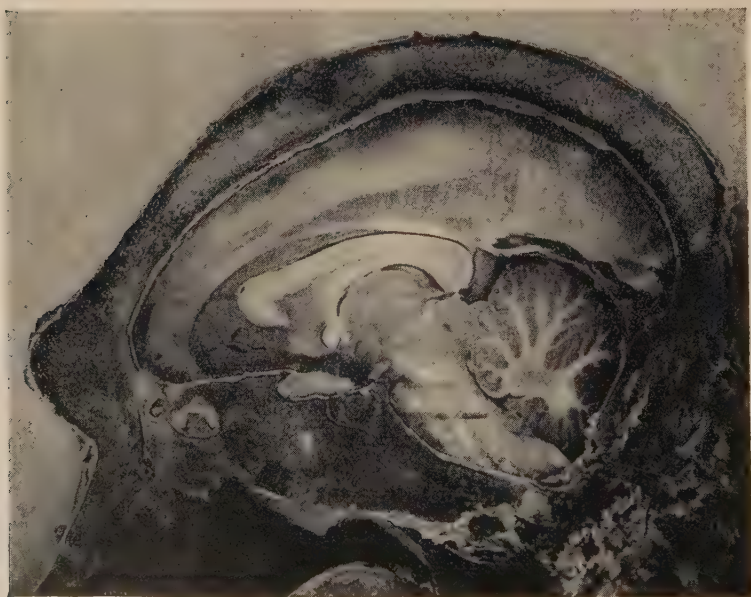


Abb. 3 a

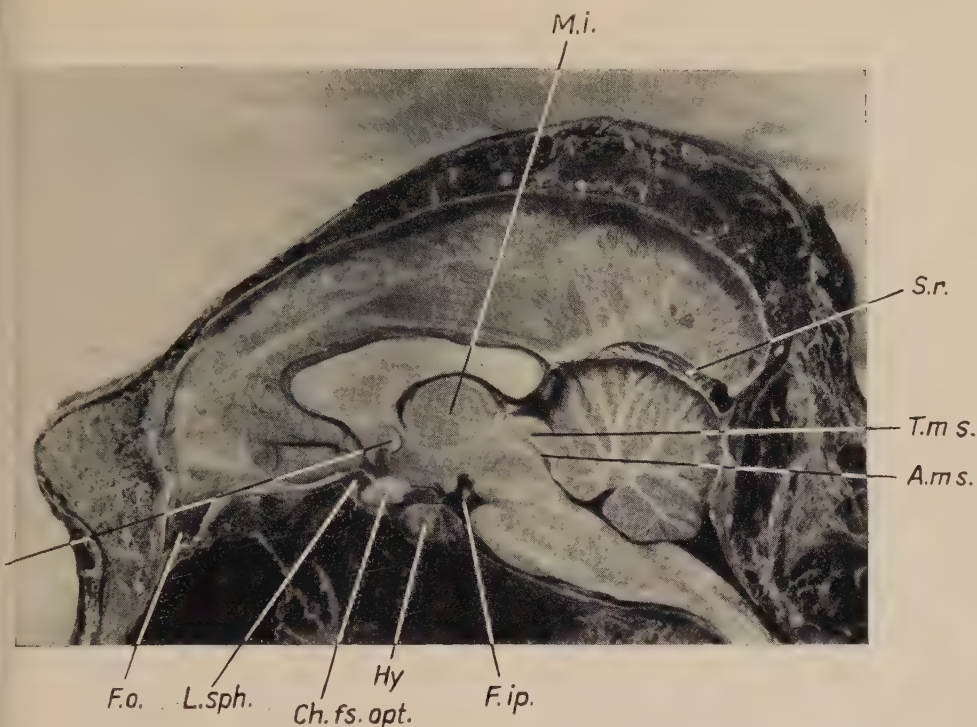


Abb. 3 b

Abb. 3. Falx cerebri bei *Comopithecus (Papio) hamadryas (Cercopithecoidea)*. a erwachsenes ♀; b erwachsenes ♂. Bei a ist der Schnitt etwas stärker paramedian geführt, so daß die Fossa olfactoria nur angeschnitten ist. Beachte Formunterschied des Hirnschädels in beiden Geschlechtern. Hintere Sichelstrahlung deutlicher als vordere. Ch. fs. opt. Chiasma fasciculorum opticorum; C. r. Commissura rostralis; F. ip. Fossa interpeduncularis; F. o. Fossa olfactoria; Hy. Hypophyse; L. sph. Limbus sphenoides; M. i. Massa intermedia; S. r. Sinus rectus; T. ms. Tectum mesencephali.

A. ms. Aquaeductus mesencephali Originale

Neopallium äußert, ist das menschliche Gehirn am meisten gerundet von allen Primatenhirnen. Bei diesem sehen wir auch den so kennzeichnenden Verlauf von Sichelrand und Tentoriumfirst (vgl. S. 328 f.), der ein einheitlicher ist. Von der Medialfläche der Hemisphären läßt die Sichel ein umfangreiches, etwa halbkreisförmiges Gebiet nasal der Lamina terminalis und des Balkenkniees und einen schmalen, nach okzipital allmählich verschwindenden Streifen parietal des Balkens frei (Abb. 3).

An diesen größeren Objekten konnte die Sichelstrahlung genauer studiert werden. Vom Anheftungsrande der Pars interbulbaris falcis an der nasalen Wand der Fossa olfactoria, sowie von dem anschließenden, an der nasalen Wölbung des Cavum

cranii angehefteten Teil der Sichel, beginnt ein deutlicher Faserzug, der ungefähr dem Verlaufe des freien Sichelrandes folgt, aber nicht in ihm verläuft. Er zieht nach okzipital, wobei er sich allmählich mehr vom freien Rande der Falx entfernt und in Höhe des Balkenwulstes die Hinterstrahlung kreuzt. Dabei verbreitert sich der vordere, seinem Verlauf nach fronto-parietale Faserzug und verschwindet allmählich. Vom Anheftungsrande der Falx am Planum sphenoidaeum geht noch ein weiterer, erheblich schwächerer Faserzug aus, der im freien Rande des nasalen Sichelabschnittes verläuft und sich vor dem Balkenknie mit dem Hauptzug vereinigt. Die bisher besprochenen Fasersysteme gehören der Vorderstrahlung an, die an Hand der Verhältnisse des männlichen Stückes besprochen wurden. Beim Weibchen verlief der vordere Hauptzug im nasalen Bogen des freien Sichelrandes, der daher hier stärker war als beim Männchen. Die noch zu besprechende Hinterstrahlung stimmt bei beiden Tieren weitestgehend überein, nur ist sie beim Männchen etwas stärker entwickelt. Die Hinterstrahlung erhebt sich breit vom First des Tentorium und fächert sich okzipital nach parieto-frontal auf, in einer auch vom Menschen her bekannten Weise. Ein deutlich hervortretendes Bündel beginnt am First des Tentoriumschlitzes und verläuft im freien Sichelrand nach frontal, allmählich schwächer werdend, um in den vorderen Hauptzug einzutreten. In Begleitung des Sinus sagittalis superior ist die Falx sehr stark verdichtet. Zwischen den Bezirken der Faserstrahlungen erscheinen durchscheinend dünne Gebiete der Sichel, von denen bei beiden untersuchten Tieren nur zwei übereinstimmend auftraten. Erstens bleibt zwischen vorderer und hinterer Strahlung und dem Faserzug des Sichelrandes ein spitz dreieckiges Feld frei, in dem die Falx so dünn wird, daß die Windungen der medialen Hemisphärenfläche durchscheinen, und zweitens ist die Pars interbulbaris falcis hauchzart. Bei dem männlichen Tier kommen dazu noch zwei weitere Felder: Einmal findet sich zwischen der vorderen Sichelstrahlung und der den Sinus begleitenden Gewebeverdichtung ein schmaler, etwas durchscheinender Streifen, und ferner ist, wie oben schon erwähnt wurde, auch der vordere freie Rand der Sichel durchscheinend dünn. Die Sinus, soweit sie an vorliegenden Präparaten studiert werden konnten, verhielten sich typisch, nur konnte auch hier der Sinus sagittalis inferior präparatorisch nicht dargestellt werden.

4. *Hominoidea*

Die Falx cerebri der *Ponginae* ist, abgesehen von den knappen Ausführungen Hochstetters (1942, S. 93; *Pongo*) m. W. noch unbekannt. Von *Pongo* lag mir der Kopf eines vor längerer Zeit nicht gut konservierten, sehr alten Männchens mit mächtigem Kehlsack vor, das aber keine Backenwülste entwickelt hatte¹⁾. Infolge der schlechten Fixierung war das Gehirn stark geschrumpft und teilweise mit Gasblasen durchsetzt, doch war die Falx sehr gut erhalten. Da der Kopf etwas zu weit paramedian durchschnitten worden war, konnte die Fossa olfactoria nicht untersucht werden. Darum gibt auch die Abb. 4a keine richtige Vorstellung von der Form des Cavum cranii im Medianschnitt, welches nicht, wie auf unserem Präparat gerundet ist, sondern vom Limbus sphenoides, dem höchsten Punkt der Schädelbasis, allmählich gegen die Fossa olfactoria abfällt, die eine flache Ausladung der Schädelhöhle gegen die Nasenhöhle hin darstellt. Hochstetter (a. a. O. S. 93) berichtet: „Die Falx cerebri des alten männlichen Orangs war unmittelbar okzipital von der Stelle, an welcher dieselbe gegen die nasenhöhlenwärts gerichtete Bulbus — olfactorius — Ausladung der Schädelhöhle vordringt, am schmalsten. Sie hatte hier nur eine Breite von 11 mm.“ Ihr Ansatz am Planum sphenoides sei etwa 10 mm von dessen okzipitalem Rande entfernt, der als hinterhauptwärts gerichtete Kante den Vorderrand des Chiasma fasc. optic. überdeckt. Dieser Befund stimmt völlig mit dem an dem vorliegenden Tier zu erhebenden überein.

Die Fossa olfactoria ist pfeilspitzenförmig und sehr schmal, eingezwängt zwischen die hirnwärts weit vorgewölbten Orbitaldächer; letzteres ist eine anatomische Besonderheit des Orangs unter allen anderen Menschenaffen, die darauf beruht, daß bei ihm im Laufe des postnatalen Wachstums keine Vorverlagerung

¹⁾ Bekanntlich finden sich bei den meisten erwachsenen Orang-Männern, zu beiden Seiten des Gesichts und vor den kleinen Ohren zwei mächtige, aus festem Fettgewebe bestehende ungefähr halbkreisförmige Scheiben, die mit spärlich behaarter Haut überzogen sind. Die biologische Bedeutung dieser Backenwülste ist unbekannt. Anatomisch könnten sie in Beziehung zum temporalen Fettpfropf entstehen, doch fehlen hierüber Untersuchungen. Verhältnismäßig selten werden erwachsene Orang-Männer beobachtet, denen die Backenwülste fehlen. Letzterer Zustand kann nicht als pathologisch bezeichnet werden.

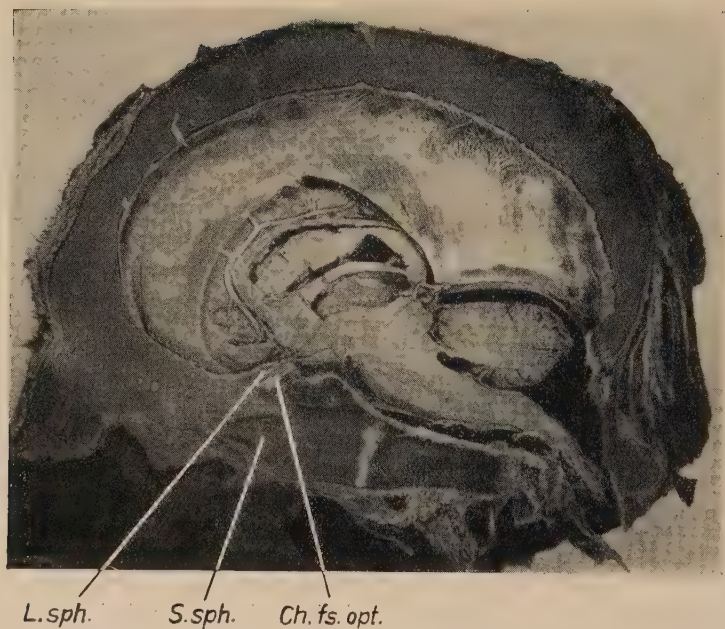


Abb. 4 a

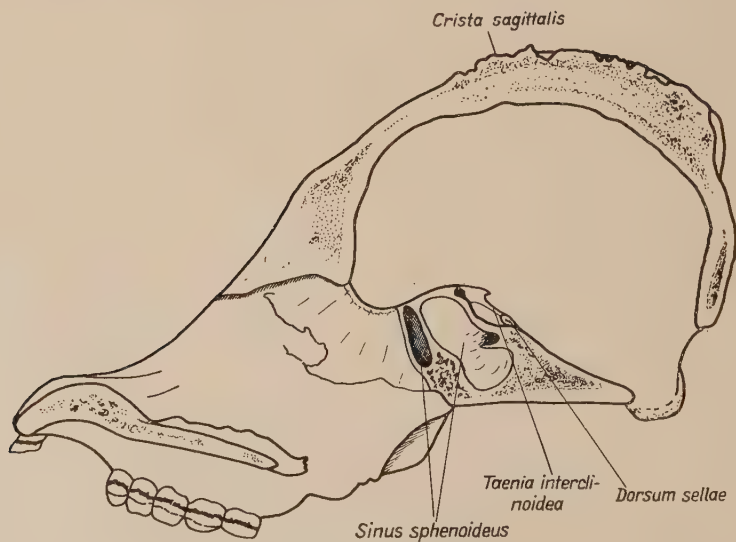


Abb. 4 b

Abb. 4. Falx cerebri bei *Pongo pygmaeus* ♂, dazu Medianschnitt des Schädels. a ♂ adult; Schnitt zu weit links geführt, so daß Fossa olfactoria nicht sichtbar ist und die Form der vorderen Schädelgrube in der Medianen nicht erkennbar ist. Abweichende Form des freien Sichelrandes, der vorne in Fetzen herabhängt. Ch. fs. opt. Chiasma fasciculorum opticorum; L. sph. Limbus sphenoides; S. sph. Sinus sphenoides. b ♂ adult. Beachte Unterschied der Form der vorderen Schädelgrube zu a; Airorhynchie. Originale

der Augen statthat. Diese ist sehr ausgeprägt beim erwachsenen Gorilla, weniger deutlich beim Schimpansen. Eine Crista galli ist als scharfkantiger Kiel vorhanden. Von ihr greift der Anheftungsrand des vorderen basialen Teiles der Sichel auf das Platum sphenoidale über, erreicht aber auch bei meinem Stück nicht den Limbus desselben. Der vordere freie Rand der Sichel erhebt sich von der erwähnten Anheftungsstelle in steilem, aber gleichmäßigem, nach okzipital offenem Bogen scheidelwärts. Bei höheren Affen wurde bisher eine so steile Bogenführung des freien Randes der Hirnsichel noch nicht beobachtet¹⁾. Fast genau parietal bildet der freie Sichelrand eine stumpfe Spitze, um von da etwas weniger steil in den Kleinhirn-Balkenwinkel abzufallen, wo er in den First des Tentorium übergeht. Parietal des Tentorium hat die Falx eine Breite von etwa 33 mm, im frontalen Bereiche eine solche von etwa 22 bis 23 mm, während ihre schmalste Stelle von ungefähr 16 mm dort liegt, wo der freie Rand nach okzipital abzufallen beginnt. Obwohl dicht davor der freie Rand einige Durafetzen erkennen läßt, zeigt er doch okzipital davon keinerlei Anzeichen, daß diese Verschmälerung der Sichel durch weitestgehende Fenestrierung zustande gekommen sei. Der Befund Hochstetters lautet ganz anders: „Von ihrer schmalsten Stelle an verbreitert sich die Sichel, wenn man sie dem Schädeldache entlang in okzipitaler Richtung verfolgt, ganz allmählich und erreicht an der Stelle, an der an der Oberfläche des Schädeldaches der mediane Muskelkamm ziemlich rasch hinterhauptwärts abfällt, ihre größte Breite von 42 mm. Von dieser Stelle an wird dann die Sichel gegen das Zelt zu wieder schmaler und hat schließlich dort, wo sie mit dem letzteren verbunden ist, nur noch eine Breite von 32 mm.“ Die Gegenüberstellung der beiden Befunde zeigt wieder die Variabilität dieser Bildung.

¹⁾ Einen ähnlichen Verlauf des freien Sichelrandes fanden wir bei manchen Halbaffen (*Loris*). Doch können deren Verhältnisse nicht mit denen bei *Pongo* verglichen werden, da man bei diesem schon eine vollentwickelte, nicht mehr primitive Sichel annehmen muß, ebenso wie für alle anderen Pongiden auch. Bei den Halbaffen dürfte diese Sichelform aber aus einem primitiven Zustand heraus zu erklären sein, indem Sichelkamm und interbulbäre Sichelanlage zusammenwuchsen und sich parietal trafen, so daß der scheidelständige Teil der Sichel vorerst am schmalsten blieb. Vgl. S. 320.

An der Sichel des mir vorliegenden Orangs läßt sich wieder eine vordere schwächere und hintere stärkere Strahlung erkennen. Durchscheinend dünn ist die Sichel an keiner Stelle. Die vordere Strahlung dürfte von der Crista galli — sie steigt an meinem Präparat aus der Fossa olfactoria empor — und am frontalen Anheftungsrand dicht über derselben entspringen, wo eine Crista frontalis interna fast immer vorhanden ist. Letztere zeigt mitunter auffallendste Asymmetrien. Die Strahlung ist deutlich, doch kommt es nicht zu einer oberflächlichen Trabekelstruktur, auch nicht in der Nachbarschaft des Sinus sagittalis superior, wie das bei der okzipitalen Sichelstrahlung der Fall ist. Die Fläche der Sichel bleibt vorne im wesentlichen glatt. Der Hauptzug der vorderen Strahlung verläuft nicht im freien Rand der Falx, sondern in deutlichem Abstand davon etwa in der halben Höhe derselben. Einzelne Faserzüge ziehen zum Sinus sagittalis empor und schlagen hier nach lateral in die innere Schicht der Dura parietalis des Schädeldaches um. Die Zone des freien Randes der Sichel ist vorne etwas dünner, aber nicht durchscheinend. Die nach parietal sich auffächernde Faserstrahlung kreuzt ungefähr in der Höhe des Scheitels die hintere Strahlung. Dabei kommt es nicht, wie bei *Comopithecus*, zu Durchflechtungen der beiden Faserzüge, sondern die von hinten nach parietal aufsteigenden, viel stärkeren Züge der hinteren Strahlung biegen dort, wo sie in die Zugrichtung der tiefsten vorderen Faserbündel kommen, plötzlich scharf nach hinten und oben um und ziehen als deutlich abgesetzte Gruppen von Bündeln zur Sinuswand empor. Hier werden sie in einzelne Trabekel aufgelöst, die sich z. T. netzartig mit jenen Bündeln kreuzen, die von der Dura-Auskleidung des Schädeldaches kommen.

Die hintere Sichelstrahlung zeigt typisches Verhalten, in dem die Faserbündel sich von okzipital nach frontal in einzelnen mächtigen Zügen auffächern und scheitelwärts emporsteigen. Zwischen den Bündeln können schmale Schlitze vereinzelt auftreten. Das vorderste Bündel verläuft im Rande der Sichel, wodurch dieser stärker wird als der des frontalen Sichelabschnittes.

Ferner konnte der Kopf eines Orangkindes mit vollständigem Milchgebiß untersucht werden¹⁾. Es findet sich eine vollent-

¹⁾ Die Untersuchung erfolgte erst nach Drucklegung der Arbeit, so daß die das Orangkind betreffenden Mitteilungen eine Einfügung während der Korrektur darstellen. Wegen des Wertes des Objektes und

wickelte, infolge der Jugend des Tieres noch zarte und durchscheinend dünne Falx, die anatomisch ein anderes Bild bietet, als die des erwachsenen Orangmannes. Die Fossa olfactoria ist flach und wird völlig von den Stirnlappen überlagert und nach frontal überragt. Die Lamina cribriformis zeigt rein nach nasal, nicht auch etwas nach frontal, wie bei dem adulten Tier. Die durch die Falx durchschimmernden Bulbi olfactorii haben die Größe einer kleinen Bohne. Die Falx zeigt keine, durch einen Faserstreifen abgegrenzte Pars interbulbaris falcis, obwohl ein diesem Sichelteil entsprechender Abschnitt, wegen des relativen Umfanges der Fossa olfactoria vorhanden ist. Die Falx heftet sich in typischer Weise an die noch gering entwickelte Crista galli an und greift nach occipital auf das Planum sphenoidum über, welches stärker als bei dem erwachsenen Tier zur Fossa olfactoria hin abfällt. Etwa die vorderen $\frac{2}{3}$ der medianen Länge des Planum sphenoidum dienen dem Ansatz der Falx. Der hinterste Punkt ihrer sphenoidalen Anheftungsstelle liegt etwas hinter dem Genu corporis callosi, so daß ihr freier Rand frontal einen tief nach occipital konkaven Bogen bildet, der viel schärfer gekrümmt ist als der des erwachsenen Tieres. Die schmalste Stelle der Falx findet sich etwas über der Fossa olfactoria; das erinnert an den von Hochstetter an einem erwachsenen Männchen erhobenen Befund. Obwohl der entkalkte Kopf etwas verdrückt ist, so daß der Anschnitt des Corpus callosum fast zur Gänze unter den freien Sichelrand gerückt ist, erkennt man doch aus der Form des letzteren und der des Balkens, daß der Sichelrand die Parietalfäche desselben in deren ganzer Länge berührte, oder sich doch fast bis zur Berührung näherte, das Genu aber freiließ. Der freie Rand der Falx ist parietal erheblich schwächer gekrümmt als frontal. Nach occipital zu wird er allmählich durch die randständigen Bündel der occipito-frontalen Faserstrahlen verdickt, so daß er dicht vor dem First des Tentorium und über dem Kleinhirnbalkenwinkel, eine schmale, leistenförmige Verbreiterung aufweist; hier und über dem Tentorium findet sich die breiteste Stelle der Falx, deren Rand nirgends zerfasert erscheint, wie das bei dem vorliegenden adulten Männchen der Fall war. Da sich die

wegen der Lückenhaftigkeit des bisher Bekannten, rechtfertigt sich diese. Der Kopf des Orangkindes wurden mir in freundlicher Weise von Herrn Dr. K. Zimmermann (Berlin) leihweise zur Verfügung gestellt, dem ich hiermit herzlichst danke.

Sichel auf die Parietalfläche des Corpus callosum niedersenkt, bleibt nur der Teil des medialen Cortex frei, der frontal der Lamina terminalis und des Chiasma und basial des Genu und Rostrum corporis callosi liegt, während bei dem erwachsenen Tier auch parietal des Balkens ein erheblicher Teil des Neocortex frei blieb. Infolge der sehr flachen Krümmung des freien Sichelrandes im parietalen Abschnitt, ist auch der Winkel, den dieser mit dem Tentoriumfirst einschließt, erheblich flacher als bei dem adulten Tier. Im frontalen Teile der Falx finden sich einige kleine runde Durchbrechungen, die bogenförmig der Krümmung der kindlichen Stirne folgend angeordnet sind. Die Faserung der Falx ist im frontalen Abschnitt nur ganz gering angedeutet, im occipitalen aber erheblich stärker, obwohl auch hier die Sichel durchscheinend bleibt. Die Anordnung der Fasern entspricht im occipitalen Abschnitt der bei dem Erwachsenen.

Von *Pan* lagen mir zwei Köpfe voll erwachsener Tiere, ferner eines erwachsenen, aber noch jugendlichen Tieres und eines etwa zweijährigen Weibchens vor. Außerdem konnte ich den mediangeschnittenen Kopf eines 10jährigen Schimpansenmannes untersuchen, dessen Falx aber schon entfernt worden war¹⁾.

Die Sichel beginnt in typischer Weise an der Crista galli und dem nach okzipital anschließenden Teil des auch hier gegen die Fossa olfactoria allmählich abfallenden Planum sphenoidaleum, wobei sie nach hinten spitz ausläuft. Nach frontal geht ihr Ursprung auf die Crista frontalis interna über, die bei allen Schädeln von *Pan*, die ich untersuchen konnte, vorhanden war. Die Fossa olfactoria ist schmal-rechteckig und etwa doppelt länger als breit, bei sehr jungen Tieren oftmals breitoval. Sie ist zwischen die Medialwände der Orbitaltrichter eingesenkt, doch wegen der anderen Lage der Augen nicht so zusammengedrückt wie bei *Pongo*. Sehr verschieden ist die Form des freien Sichelrandes und die Höhe der Falx bei den untersuchten Stücken. Der Sichelrand ist frontal am stärksten gekrümmt. Er bleibt immer in erheblichem Abstand vom Balkenknie und der Lamina terminalis, so daß ein erhebliches mediales Rindenfeld der Hemisphäre freiliegt. Die

¹⁾ Das wertvolle Material verdanke ich dem Entgegenkommen der Herren Prof. v. Hayek (Wien), R. Heiss (München) und Starck (Frankfurt). Das Präparat des 2jährigen ♀ und des 10jährigen ♂ befindet sich in der Sammlung des Anatomischen Institutes zu Frankfurt.

okzipital-konkave Krümmung kann in weitem Bogen um den Balken herumziehen (Abb. 5) und erst über dem Splenium sich von parietal auf ihn niedersenken, oder die frontale Krümmung erfolgt schärfer und der freie Sichelrand senkt sich schon über dem Balkenknie auf das Corpus callosum herab. Im ersteren Falle bleibt auch über dem Balken ein Teil des medialen Rindengebietes frei.

Die vordere Sichelstrahlung des Schimpansen ist weniger deutlich ausgeprägt als die des Orangs, die hintere ist jedoch wieder sehr deutlich. Die erstere beginnt an der Crista galli und dem nach frontal anschließenden Teil der Crista frontalis interna und wendet sich dann in typischer Weise bogenförmig nach hinten, immer in der Mitte der Sichelhöhle bleibend, so daß der Sichelrand keine Verstärkung erfährt und dünn und durchscheinend bleibt. Dies ist im fronto-parietalen Teil der Falx sehr deutlich und führt bei einem von mir untersuchten Stück zu einer geringfügigen Fenestrierung dicht über dem Sichelrand, etwas hinter dem Balkenknie. Im vorderen Abschnitt ist die Sichel fast glatt und nur wenig durch die Faserzüge modelliert. Die hintere Sichelstrahlung beginnt wieder typisch dort, wo die Sichel sich

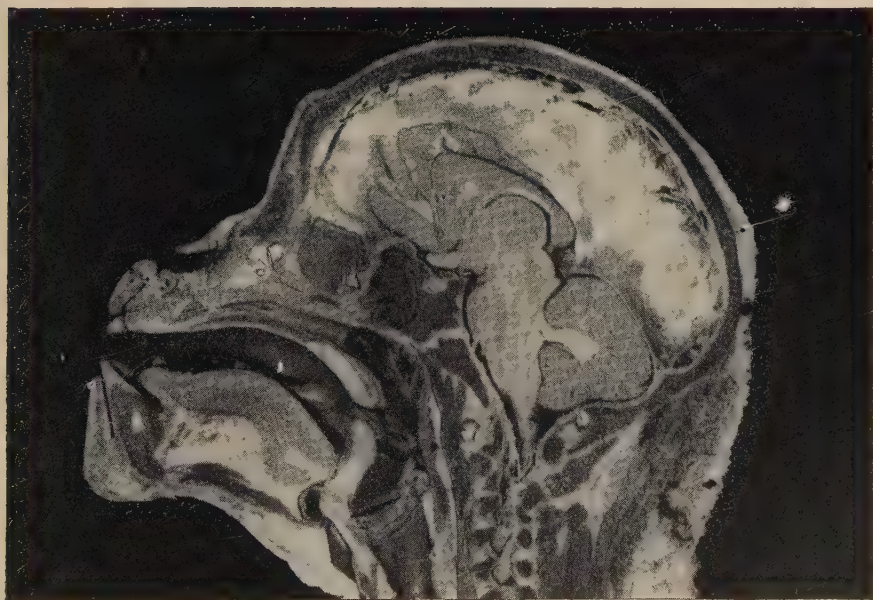


Abb. 5 a

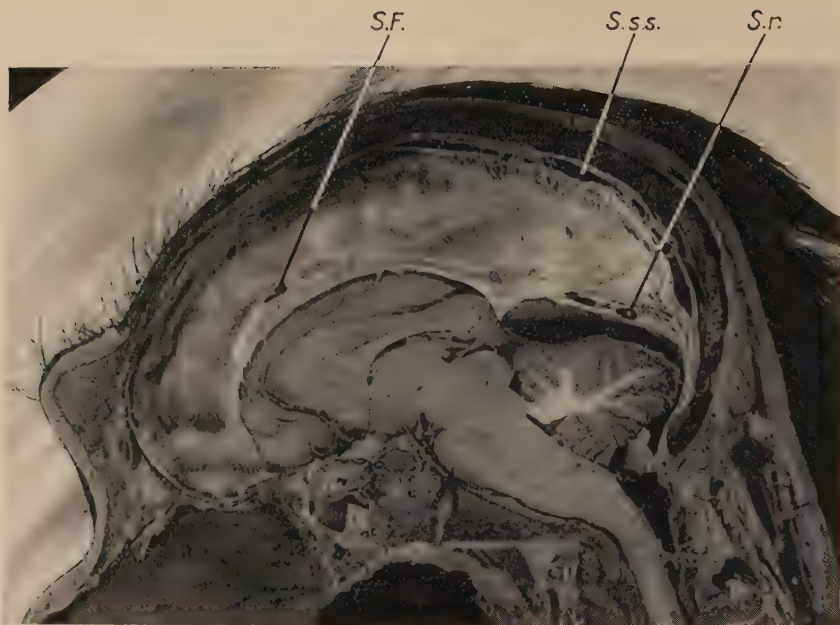


Abb. 5 b



Abb. 5 c

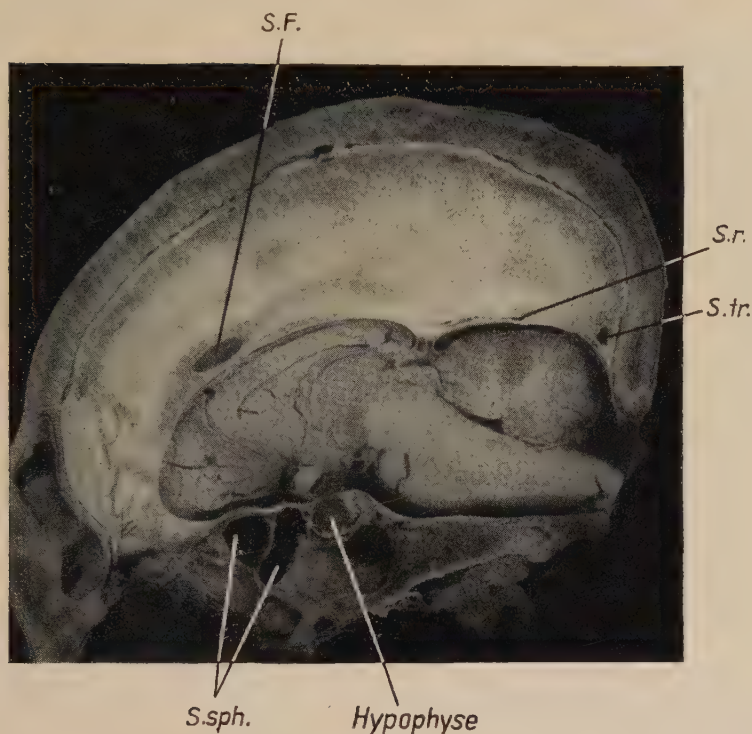


Abb. 5 d

Abb. 5. Falx cerebri des Schimpansen. a Kind, etwa 2jährig, ♀. Original in der Senckenbergischen Anatomie in Frankfurt. Sehr stark gefensterter Falx, kyphotische Schädelbasis. b Fast erwachsenes Tier. Ebenfalls gefensterter Falx, deren freier Rand gleichmäßig gerundet ist und sich erst über dem Splenium sich auf den Balken niedersenkt. Basiskyphose an der Pharyngealfäche der Schädelbasis verstrichen. c ♀ voll erwachsen; schwarzgesichtiger Typus, sehr flacher Hirnschädel. Original im Anatomischen Institut zu Wien. Falx cerebelli. D. Vollerwachsenes Tier, sex ?, geringe Sichel-fensterung, freier Rand der Sichel in ganzer Länge dem Balkenkörper sehr stark genähert, vgl. mit c F. cereb. Falx cerebelli; S. f. Sinus frontalis; S. r. Sinus rectus S. tr. Querschnitt des Sinus transversus; S. s. s. Sinus sagittalis superior; S. sph. Sinus sphenoides

aus dem First des Zeltes erhebt und läßt deutlich zwei unterschiedliche Faserungsrichtungen erkennen. Der vordere Faserzug verläuft im freien Sichelrand, der durch ihn okzipital verstärkt wird, erhebt sich dann von ihm, um scheidelwärts zu ziehen und in halber Höhe der Sichel stumpfwinkelig mit dem vorderen Faserzug zusammenzutreffen. Durch diese beiden Züge der Sichelstrahlung wird von der scheidelständigen Falx eine schmale Zone des freien Randes abgetrennt, die ungefähr die Form eines Dreiecks mit sehr stumpfem Scheitelwinkel hat. An dem vorliegenden Präparat ist dieser Randstreif der Sichel nicht ge-

spannt, wie die durch stärkere Faserzüge verdichteten Bereiche, sondern locker und entspannt. Denkt man sich diesen Teil des Sichelrandes weg, so gelangt man zu derselben Form der Falx wie sie bei unserem Orangkopf gefunden wurde. Vielleicht erklärt sich dessen eigenartige Falx durch einen im späteren Alter erfolgten Wegfall eines Teiles des unverstärkten parietalen freien Sichelrandes. Der okzipitale Teil der hinteren Sichelstrahlung ist durch einen breit-keilförmigen unverstärkten Bezirk von dem eben beschriebenen randständigen Zug abgesetzt und bildet einen stark nach okzipital gerichteten Faserfächer, der zur Gänze vom vorderen Firstrand des Tentorium ausgeht. Im Gegensatz zum Orang ist dieser Teil der Sichelstrahlung rein hinterhauptwärts gerichtet. Auch beim Schimpansen ist die hintere Sichelstrahlung erheblich deutlicher als die vordere und wird teilweise, besonders aber in Nachbarschaft des Sinus sag. sup. in radiär stehende Trabekel aufgelöst. Parietal des keilförmigen, nicht verstärkten Bezirkes zwischen randständigem und okzipitalem Teil der hinteren Sichelstrahlung, treten einige isoliert stehende Faserbündel auf, die scheidelwärts ziehen.

Das Frankfurter Stück (Abb. 5a) zeigt andere, durch die ausgeprägte Fenestrierung veränderte Verhältnisse. Die Sichel ist frontal über der Anheftungskante schmal, erreicht ihre schmalste Stelle erst etwa in Höhe des Balkenknies. Von dem frontalen, freien, sehr dünnen Sichelrande, der sehr unregelmäßig gestaltet ist und in kleinen Fetzen herabhängt, die nicht durch den paramedian geführten Schnitt bedingt sind, zieht ein fadendünner Bindegewebsstrang nach okzipital, dicht über die Parietalfäche des Balkens hinweg und tritt etwas vor dessen Splenium wieder in den freien Sichelrand ein. Durch diesen Faserzug wird ein längsoval, hinten spitz auslaufendes Fenster abgegrenzt, dessen balkenseitige Umrahmung der erwähnte Bindegewebszug, dessen parietale Umgrenzung der freie Sichelrand bildet.

Die beiden erwachsenen Stücke zeigen die Vorderstrahlung der Sichel weniger differenziert als die okzipitalen Faserzüge. Vom Planum sphenoidale ausgehend findet sich ein Faserzug, der einerseits den freien Rand des vordersten Sichelabschnittes verstärkt, andererseits mit wenigen Zügen zwischen der Pars interbulbaris und interhemisphaerica falcis zum Frontale zieht, ohne dieses zu erreichen. Von der Stelle, wo frontal die in die Fossa olfactoria führende Einsenkung beginnt, entspringen kräftige

Faserbündel, die die Oberfläche der Sichel nur wenig modellieren; mit ihnen vereinigen sich einige von der Crista galli kommende Bündel, sowie die am Planum sphenoidum entspringenden. Der größere Teil dieser vom Frontalpunkt¹⁾ kommenden Züge streicht, unter Vermeidung des freien Sichelrandes nach parietal und fronto-parietal. Die Faserzüge lassen sich nur auf kurze Strecken verfolgen, weil sie vielfach von kürzeren Bündeln gekreuzt werden, die frontal an der Cerebralfäche des Stirnbeines entspringen und mit diesen ein Flechtwerk bilden, das einzelne Faserplatten erzeugt, zwischen denen sich dünnere, durchscheinende Stellen der Falx finden. Bei dem weiblichen Tier bleibt der freie Sichelrand bis genau parietal des Balkens unverstärkt, so daß er durchscheinend zart ist und einzelne spaltförmige Löcher zeigt. Damit bietet dieses Tier ein ähnliches Bild, wie das oben bei dem jüngeren Stück beschriebene. Der andere adulte Kopf läßt zwar geringe Verstärkungszüge im vorderen Sichelrand erkennen, doch findet sich über dem Balkenknie, hart am Sichelrande, ein großes, ovales, längsgestelltes Fenster. Dieses entspricht in der Lage genau dem bei dem jüngeren Exemplar beschriebenen Fenster und ungefähr der durchscheinend dünnen Stelle des freien Sichelrandes. Der Vergleich der erhobenen Befunde an den vorliegenden Tieren läßt vermuten, daß im Rahmen des Normalen ein Abbau der Sichel fronto-parietal des Corpus callosum statthat, der sich auf den Sichelrand beschränkt. Parietal dieser Zone finden sich mehrere fronto-okzipital streichende Faserzüge, die sich okzipital mit den vom Tentorium aufsteigenden Fasern der Hinterstrahlung durchkreuzen, teilweise auch unter sehr spitzem Winkel zum Sinus sagittalis superior aufsteigen, wo kleinere Faserzüge zu Trabekeln zusammengefaßt werden. Die hintere Sichelstrahlung beginnt bei beiden Stücken im vorderen Abschnitt des Tentoriumfirstes und fächert breit nach okzipital, parietal und frontal auf, wobei die letzteren Züge im freien Sichelrande verlaufen. Die Hinterstrahlung ist deutlicher ausgeprägt als die vordere. Die Faserbündel treten als Bälkchen hervor und verdicken die Sichel gleichmäßig; dünne, durchscheinende Felder treten bei den voll erwachsenen beiden Tieren nicht auf.

¹⁾ Der am Frontale gelegene Punkt, dicht über dem Eingang in die Fossa olfactoria, wird als Frontalpunkt bezeichnet. Ihm entspricht das „Fronton“ nach Bolk (1915) fast genau.

Eine Falx cerebelli wurde bei dem ♀ gefunden. Sie liegt linksseitig verschoben als schwimnhautartige Bindegewebsplatte zwischen der linken Tentoriumplatte und der Dura parietalis der Hinterhauptsschuppe dicht über dem Foramen magnum. Ihr freier Rand ist frontal leicht konkav. Bisher wurde bei keinem Affen eine Falx cerebelli beobachtet. Bei allen Affen, bei denen der Vermis cerebelli dem Planum nuchale innen anliegt, welches für denselben eine eigene Fossa vermiana bildet, ist die räumliche Voraussetzung zur Bildung einer Falx cerebelli nicht gegeben. Die Fossa vermiana ist eine median liegende, meist tiefe Bucht, die über dem Foramen magnum und zwischen den beiden flachen Fossae cerebellares gefunden wird. Soweit bisher zu überblicken ist, wird erst bei hochspezialisierten Formen unter den Primaten der Vermis cerebelli zwischen die beiden Hemisphären des Kleinhirnes versenkt, so daß eine geräumige Cisterna medullo-cerebellaris gebildet wird. Erst wenn der Vermis cerebelli sich von der Innenfläche des Planum nuchale zurückgezogen hat, ist die räumliche Bedingung zur Differenzierung einer Falx cerebelli gegeben, womit nicht gesagt ist, daß sie auch tatsächlich immer entwickelt wird. Erwarten können wir sie, wenigstens als leistenförmige Anlage, bei *Ateles* unter den *Ceboidea* und den *Pongidae*.

Bei allen Exemplaren senkt sich die Sichel auf den Balkenwulst herab und reicht mit ihrem hintersten Abschnitt etwas in den Kleinhirn-Balkenwinkel hinein. Hier vereinigt sich die Falx mit dem, den Sinus rectus bergenden First des Tentorium. Das bedeutet, daß die basial konkave Krümmung des Sichelrandes nicht in die ebenso verlaufende Wölbung des Tentoriumfirstes übergeht, sondern beide gesonderte Bogen bilden. Die sagittale Wölbung des Tentoriumfirstes ist bei den erwachsenen Tieren etwas flacher als bei den beiden anderen Stücken. Das hängt mit der durch das Wachstum bedingten Veränderung des Hirnschädels und Gehirnes zusammen. Bei dem Kind, wie bei dem jugendlichen Tier, das in der Größe erheblich hinter dem Männchen zurückbleibt, ist infolge des relativ zum Körper etwas größeren Gehirnes das Cavum cranii mehr gerundet, um das ebenso gestaltete Gehirn aufzunehmen. Der Hirnschädel ist beim Männchen flacher, ebenso das Gehirn. Bei dem Kind sind die Hemisphären stärker gewölbt, so daß sie im Medianschnitt höher erscheinen als beim erwachsenen Männchen. Insbesondere fällt die

größere Höhe der Okzipitallappen des Kindes auf, wodurch das Hinterhaupt stärker gewölbt erscheint als bei dem Männchen. Bei letzterem ist es flacher mit deutlichem, einen querverlaufenden Wulst bildenden Nackenkamm, der dem Kind wie dem Weibchen fehlt. Die Hinterhauptsappen der Hemisphären überlagern das Kleinhirn in allen Altersstufen völlig, überragen es aber nicht nach hinten. Nach dem Befund bei dem erwachsenen Männchen zu schließen, wäre es möglich, daß innerhalb der Variationsbreite auch Stücke auftreten, bei denen das Kleinhirn nicht zur Gänze verdeckt ist¹⁾. Infolge der betonteren Rundung des Gehirnes im Ganzen ist die Hirnkyphose bei dem Kind etwas stärker als bei dem Mann. Demnach erfährt das Gehirn im Laufe des späteren Wachstums noch eine merkliche Streckung. Der Winkel zwischen der Meynertschen Hirnachse, die durch die Mitte des Stammhirnes zieht und einer Tangente an die Stirn- und Hinterhauptsappen von basal, ist beim Kind frontal weiter als beim erwachsenen Mann. Vielleicht erklärt sich aus der später erfolgenden Streckung des Gehirns auch, daß die Kleinhirnbalkengrube des Männchens, nicht aber beim Kinde, in sagittaler Richtung zusammengedrückt erscheint, so daß das in ihr sichtbare mediale Rindenfeld kleiner ist. Hier muß betont werden, daß die beiden verglichenen Gehirne im Situs fixiert und belassen wurden, so daß keine späteren Veränderungen eintreten konnten. Die von Retzius abgebildeten Gehirne sind alle nach der Entnahme fixiert worden und können daher über diese Verhältnisse keine mit unseren Befunden vergleichbaren Aufschlüsse geben. Im Zusammenhang mit der erwähnten Streckung des Hirnes und des Schädels erklärt sich auch, daß bei dem Kinde das Corpus callosum um den Thalamus herumgedreht erscheint, während es bei

¹⁾ Sollen die Lagerrelationen zwischen Groß- und Kleinhirn vergleichend untersucht werden, so müssen die Köpfe bzw. die Gehirne übereinstimmend orientiert werden, weil sonst infolge des verschiedenen Maßes der Hirnkyphose bei den verglichenen Tieren Fehlbefunde entstehen müssen. Die in den Medianen eröffneten Köpfe müssen auf die Schädelbasis oder die Clivus-Ebene nach Kälin (1946), die Gehirne auf die Basialkante der Medulla oblongata orientiert werden. Wenn man den menschlichen Kopf in die Stellung bei aufrechter Haltung, die äffischen Köpfe dagegen ungefähr in die Alveolo-Kondylen-Ebene oder eine ähnliche Orientierungsstellung bringt und so vergleicht, müssen sich falsche Deutungen ergeben. Vgl. dazu Kälin (1946), Hofer (1952, 1953, 1954) und Starck (1953).

dem Mann gestreckt ist. Im frontalen Bereiche des Gehirnes drückt sich die Streckung weniger deutlich aus. Die Rundung der Stirnlappen ist bei dem Kinde nur wenig deutlicher als bei dem erwachsenen Mann. Steht die Form des Hinterhauptes in Übereinstimmung mit der Hirnstreckung, so wird die Streckung des Gesichtsschädels scheinbar nicht vom Gehirn her bestimmt, sondern von der Protraktion der Augen, die dem Kieferschädel folgen. Daher hat das Kind keine, der Mann sehr ausgedehnte Stirnhöhlen. Die Keilbeinhöhlen sind in beiden Altersstufen sehr deutlich entwickelt. Die kindliche Schädelbasis ist bis zum Dorsum sellae stark cerebral konkav. Die Sattel lehne steigt aus dieser Krümmung heraus steil an und ragt in die Fossa interpeduncularis hinein. Bei beiden erwachsenen Tieren ist die cerebrale Konkavität der Basis flacher und setzt sich gleichmäßig auf das Dorsum sellae fort, das nicht in die Fossa interpeduncularis hineinragt, sondern sie basal abschließt. Man erkennt das auch daran, daß der vordere Wulst der Brücke sich beim erwachsenen Tier beiderlei Geschlechtes zur Gänze von der Cerebralfäche der Schädelbasis abhebt, während er sich beim Kinde noch etwas an den Basialteil des Dorsum anschmiegt. In allen Altersstadien¹⁾ liegt das Chiasma fasciculorum opticorum im Sulcus chiasmatis. Über die menschlichen Verhältnisse vgl. Diepen (1948). Der höchste Punkt der Basis ist beim Schimpansen in allen Altersstufen, wie auch an skelettierten Schädeln festzustellen ist, nicht am Limbus sphenoides, sondern an der Stelle gelegen, wo das Planum sphenoidale nach nasal abzufallen beginnt. Hierin liegt ein sehr deutlicher Unterschied zum Orang, während der Gorilla, von dem ich allerdings keine Kinderschädel untersuchen konnte, sich hierin mehr dem Schimpansen nähert.

Während des postnatalen Wachstums erfolgt bei allen Pongidien eine im männlichen Geschlecht besonders ausgeprägte Streckung des Schädels (Bolk 1915; Kummer 1953; A. H. Schultz 1940, 1941, 1942, 1944, 1950; Selenka 1899, u. a.), deren Beziehungen zum Gehirn bisher wenig Berücksichtigung fanden. An Hand von Ausgüssen des Cavum cranii kann man sich in ver-

¹⁾ Die Untersuchungen über die kranio-cerebrale Topik konnten an erweitertem Material fortgeführt werden. Diese Verhältnisse erwiesen sich als komplizierter als vorerst angenommen wurde, indem bei sehr jungen Kindern Ähnliches gefunden wurde, wie beim erwachsenen Menschen. An anderer Stelle wird darüber berichtet werden.

schiedenen Altersstadien ungefähr über die Veränderungen der äußeren Hirnform im Laufe des Wackstums orientieren und diese mit den Schädelveränderungen vergleichen. Dabei zeigt sich, daß der Kieferschädel bei Orang und Gorilla am stärksten sich vor dem Hirnschädel vorschiebt, während die männlichen Schimpansen nur ein Ausmaß hierin erreichen, wie die weiblichen Gorillas. Beim männlichen Gorilla wird der ganze Kieferabschnitt mit den Augen vom Gehirnschädel abgezogen, so daß sehr tiefe Schläfengruben entstehen und das Gesicht wie eine Maske (Selenka) dem Hirnschädel aufsitzt. Beim Orang erfolgt ebenfalls eine Streckung des Schädels, doch bleiben bei ihm die Augen dem Hirnschädel enger angeschlossen, während der Kiefer allein vorwärtsstrebt. Das Lageverhältnis zwischen Augen und Stirnhirn ändert sich beim Orang im Laufe des postnatalen Wachstums weniger als beim Gorilla und Schimpansen, obwohl sich auch bei ihm der Hirnschädel etwas streckt. Daher ist das Stirnhirn beim Orang frontal mehr gerundet mit tiefen Orbitalimpressionen, während es beim Gorilla langgestreckt mit sehr flachen Orbitalimpressionen ist. Beim Orang treten keine Stirnhöhlen auf, beim Gorilla außerordentlich umfangreiche. Vielleicht hängt die bei erwachsenen Orangs fast immer sehr deutliche Airorrhynchie (K u m m e r 1952, 1953) mit der Fixierung der Augen an den Hirnschädel zusammen. Der Gedanke ist nahe-liegend, weil bei Gorillaschädeln airorrhynche Zustände mit geeigneten Methoden niemals nachgewiesen werden konnten (vgl. besonders A. H. Schultz 1950, S. 248/49, Pl. 110, 111), ebenso wenig bei Schimpansen (A. H. Schultz 1940); das von mir untersuchte Material stimmt völlig mit den Angaben von Schultz überein. Bei Schimpanse und besonders Gorilla kommt es eben zu der Protraktion der Augen, die dem vorwachsenden Kiefer folgen. Allerdings wird die Vermutung, die Airorrhynchie des Orangs würde im Zusammenhang mit dem Lageverhältnis des Stirnhirns und der Augen stehen, nicht durch die hier nicht näher auszuführenden Verhältnisse bei geschwänzten Affen gestützt, bei denen sich extremste Klinorrhynchie mit einer Augenlage verbinden kann, wie wir sie etwa beim Orang finden.

III. Diskussion der Befunde

Zuerst erhebt sich die schon von Hochstetter (a. a. O. S. 100) aufgeworfene Frage, ob das Vorhandensein oder Fehlen einer

ausgebildeten Sichel als primitiv zu bewerten sei. Hochstetter meint, „daß mit Rücksicht auf das Verhalten der Sichel Zustände als besonders primitiv zu gelten haben werden, in denen nur der den Sinus sagittalis beherbergende Teil dieses Fortsatzes, den ich als Sichelstele bezeichnet habe, ausgebildet ist...“. Zu dieser Ansicht kam Hochstetter durch seine ontogenetischen Untersuchungen (1939), sowie durch das Fehlen jeglicher ähnlicher Strukturen bei Echsen. Demnach sind Formen mit wohlausgebildeter Falx auf einen sichellosen Zustand zurückzuführen.

Wir wollen dieselbe Frage vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus betrachten, einmal weil dieser hinsichtlich der Sichelentwicklung bisher noch nicht zur Anwendung kam, und dann, weil durch die Einordnung der rezenten Formen in die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge, sofern dies auf Grund vorhandenen Fossilmaterials möglich ist, der Ablauf der Differenzierungsvorgänge historisch richtig im Sinne der Evolutionsgänge eingeordnet werden kann. Es ist wesentlich für die vergleichende Anatomie, daß zunächst klargestellt wird, sofern dies möglich ist, in welcher historischen Folge die Strukturen entwickelt wurden und welcher Evolutionsphase die rezenten Formen angehören mögen, weil sich daraus die richtige Vergleichsrichtung ablesen läßt¹⁾. Daß das auch für die sich zwangsläufig ergebende funktionelle Fragestellung von Bedeutung ist, liegt auf der Hand.

¹⁾ Ein solches Beginnen erscheint an Weichteilen zunächst deshalb unmöglich, weil nur rezente, also aus einem Gegenwartsquerschnitt stammende Formen verglichen werden können. Der Einwand ist nur z. T. richtig. Liegt Fossilmaterial in nötiger Reichhaltigkeit und aus verschiedenen geologischen Epochen vor, dann können die Evolutionsphasen in ihrer zeitlichen Folge rekonstruiert werden. An den Veränderungen im Laufe der Entfaltung eines Stammes zeigt sich von selbst, welche der rezenten Formen konservative Primitivtypen geblieben sind bzw. welche als abgeleitet gelten müssen. Bei solchen Primitivformen muß angenommen werden, daß auch die Weichteile ursprüngliches Verhalten bewahrten: Da das Gegenteil nicht wahrscheinlicher ist, können wir annehmen, daß die rezenten Beuterratten ein ungefähr ähnlich primitives Gehirn besitzen, wie die am Beginn des Tertiär lebenden. Ist die Aufgliederung eines rezenten Formenkreises in primitive und abgeleitete Gattungen möglich, einerseits weil die Stammesentwicklung ausreichend fossil belegt ist, andererseits, weil Formen rezent auftreten, die aus verschiedenen Evolutionsphasen stammen, dann können wir durch den Vergleich der Weichteile von Formen ver-

Wir wissen, daß die rezenten Säuger drei phylogenetischen Stämmen angehören, die gesondert betrachtet werden müssen. Die *Monotremata* (*Tachyglossidae*, *Ornithorhynchidae*) sind in ihrer Stammesgeschichte direkt noch nicht belegbar. Wir wissen aber, daß sie als selbständiger Stamm direkt aus reptilienhaften Säugerverfahren abgeleitet werden müssen, ohne jegliche Beziehungen zu den Beuteltieren und monodelphen Säugern. Da wir die Ableitung der beiden letzteren z. T. sehr genau kennen und sich nirgends eine Anschlußmöglichkeit an die *Monotremata* darbietet, und diese selbst z. T. ausgeprägt reptilienhafte Züge noch an sich tragen, sind wir zu obigem Schluß berechtigt. Es sind nur die rezenten Gattungen seit dem Pleistozän bekannt, die sich voneinander wieder in so zahlreichen Merkmalen wesentlich unterscheiden, daß sie kaum auf eine gemeinsame Stammform zurückgeführt werden können, sondern wohl einer Stammformengruppe entsprangen, über deren Alter und systematische und phylogenetische Zugehörigkeit noch nichts ausgesagt werden kann. Alle Merkmale, die uns veranlassen, die *Monotremata* den Säugetieren zuzurechnen, beweisen nur die erhebliche Formenmannigfaltigkeit der auf die „Säugerphase“ sich hin entwickelnden späteren Reptilstämme, von denen zwei (*Monotremata* und †*Pantotheria*) diese Phase auch erreichten und selbständig verschieden weiterdifferenzierten. Man bedenke, daß *Echidna* ein sehr hoch differenziertes, *Ornithorhynchus* ein relativ primitives Gehirn besitzt, und daß das ursprünglichste Säugergehirn, das wir kennen, bei *Caenolestes*, einem Beuteltier, gefunden wird. — Die *Marsupialia* und *Eutheria* (*Placentalia*) gehen getrennt voneinander, aber wahrscheinlich in engerer Nachbarschaft, aus den †*Pantotheria* hervor und entwickelten sich mit dem Ende der Kreide als selbständige Stämme weiter. Die ältesten Beutler sind die Beutelratten (*Didelphoidea*) und die ursprünglichsten Eutherien sind die *Insectivora*, die heute noch z. T. in archaischen Formen leben.

Unter den *Monotremata* besitzt *Echidna* nur eine Sichelleiste, neben einem deutlichen Tentorium, *Ornithorhynchus* eine „wohl-

schiedener Evolutionshöhe aus diesem Stamm, auch deren stammesgeschichtliche Herausbildung rekonstruieren, allerdings immer nur mit einem Grade von Wahrscheinlichkeit. Das fossile Affenmaterial, so lückenhaft es leider immer noch ist und so fraglich die Verbindungen der Unterstämme auch sein mögen, läßt immerhin verschiedene Evolutionsphasen erkennen (insektivorenähnliche Halbaffen und höher differenzierte Lemuren; primitive und pongidenhafte *Ceboidea*: *Callithrix* und *Ateles*; *Cercopithecidae*, *Hylobatidae* und *Ponginae*), die auch rezent vertreten sind, wie die angeführten Formenkreise. Demnach sind wir einigermaßen in der Lage, an Hand des rezenten Materials uns ein vorläufiges Bild über den Entwicklungsgang von Weichteilen im Primatenstamm zu entwerfen. Ausdrücklich sei hervorgehoben, daß ein häufiger Fehler phylogenetischer, aber auf rezentem Material basierender Überlegungen darin besteht, daß unterlassen wird, die verglichenen Formen auf ihre tatsächlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge und ihre Evolutionshöhe am Fossilmaterial zu überprüfen.

ausgebildete Großhirnsichel, die sich auch noch dadurch auszeichnet, daß sie zum größeren Teile verknöchert ist“ (Hochstetter a. a. O. S. 4), eine schon Blumenbach und Meckel bekannte Tatsache. Zur Klärung der Frage der stammesgeschichtlichen Entstehung der Falx bei den Monotremen können deren beide Vertreter also nicht herangezogen werden, da weder deren phylogenetischer Ursprung noch ihr Verwandtschaftsverhältnis zueinander bekannt ist. Wenn ausreichendes Fossilmaterial fehlt, entbehrt die Morphologie eben des Fundamentes für stammesgeschichtliche Interpretationen ihrer Befunde.

Die Durafortsätze, von denen hier allein die Falx interessiert, sind bei den *Marsupialia* von Hochstetter (1942) genau beschrieben worden. Ich konnte noch einige weitere Formen untersuchen, die wesentlich die gleichen Befunde boten wie die von Hochstetter bearbeiteten¹⁾. Da nicht nur die höher differenzierten Beutler, sondern auch die Didelphiden schon eine wohl ausgebildete Sichel besitzen, die als konservativ gebliebene Stammgruppe aller anderen Beutler zu gelten haben, und da innerhalb des ganzen Beuteltierstammes die Variabilität der Falx geringer ist als bei den bisher bekannten Halbaffen, so ist für diesen ganzen Stamm eine volldifferenzierte Sichel, nicht eine Sichelstele, als ursprüngliches Merkmal anzunehmen. Das heißt, daß bei den Beuteltieren die Falx wohl schon von deren Vorfahren übernommen wurde.

Die formenreiche Primitivordnung der *Insectivora* ist noch längst nicht ausreichend bekannt, da trotz der Untersuchungen Hochstetters, der *Talpa*, *Erinaceus*, *Chrysochloris*, *Sorex* und *Myogale* bearbeitete, gerade die zahlreichen madagassischen Primitivformen noch ununtersucht blieben. Die stammesgeschichtlich wichtigsten bekannten Formen sind *Erinaceus* und *Sorex*. Zu den *Erinacoidea* gehören Formenkreise wie die kretazischen †*Zalambdalestidae* und †*Leptictidae*, also die ältesten Formengruppen der Insektenfresser, während die Familie der

¹⁾ Hier möchte ich Herrn Prof. F. Hochstetter für die Erlaubnis danken, sein Material untersuchen zu dürfen. Weitere Befunde an neuem Untersuchungsgut hoffe ich zu einem späteren Zeitpunkt veröffentlichen zu können.

Erinaceidae schon aus dem Eozän und Oligozän bekannt ist, ebenso wie die *Soricidae*¹⁾.

Die Hochstetterschen Befunde an diesen Gattungen scheinen uns deshalb von besonderer Wichtigkeit zu sein, weil *Talpa* und *Chrysochloris* sehr einseitig spezialisierte Formen sind.

Bei *Sorex* ist „von der Großhirnsichel allenthalben nur der den Sinus sagittalis beherbergende als Sichelstele bezeichnete Teil ausgebildet“ (Hochstetter a. a. O. S. 21). Bei *Erinaceus* ist von der Falx „nur ein kleiner Teil im Bereiche der Bulbi olfactorii und der frontalen Zipfel der Hemisphären als dünne, okzipital konkavrandig begrenzte Platte ausgebildet, während sie im übrigen Bereiche der Hemisphären nur in Form einer abgerundeten, den Sinus sagittalis beherbergenden Durastele aufsteht“ (Hochstetter a. a. O. S. 18). Ähnliches gilt auch für *Talpa* und *Chrysochloris*²⁾.

Nach mündlicher Mitteilung von Starck, der *Elephantulus myurus* untersuchte, besitzt auch diese Gattung nur eine Sichelstele. Ob eine Pars interbulbaris falcis vorhanden ist, konnte nicht geklärt werden.

Was also bisher über die Sichelverhältnisse bei Insektenfressern bekannt geworden ist, spricht für die Ansicht Hochstetters. Wir müssen demnach annehmen, daß *Sorex* ganz ursprünglich blieb, während *Erinaceus* u. a. ein erstes Differenzierungsstadium

¹⁾ Das entspricht durchaus dem Bild, das wir uns auch von der Stammentwicklung der anderen Säugergruppen machen können. Stämme, die den systematischen Wert einer Familie oder Unterfamilie besitzen und heute noch erhalten sind, entwickeln sich meist im mittleren Tertiär. Das besagt, daß die Ausprägung eines rezenten Formenkreises damals erfolgte, es kann dennoch diese Gruppe der viel älteren Stammgruppe noch sehr nahestehen, so daß man berechtigt ist morphologisch von ersterer auf letztere zu schließen, sofern am fossilen Material der Nachweis erbracht werden kann, daß eine wesentliche Formabänderung nicht erfolgte. Vgl. dazu Hofer (1953) über die Didelphiden.

²⁾ Die Verhältnisse der Falx cerebri bei den anderen Plazentalierstämmen, die letzten Endes alle auf Insectivoren zurückgehen, sind für die Beurteilung der bei Halbaffen und Affen gefundenen Zustände belanglos. Es sei ausdrücklich hervorgehoben, daß die Halbaffen, Affen und mit ihnen der Mensch ein selbständig in den Insektenfressern wurzelnder Stamm sind, der mit den anderen Säugerstämmen nichts zu tun hat. Die Befunde an letzteren können daher nur per analogiam zum Verständnis der Affenzustände herangezogen werden.

der sich entwickelnden Falx darstellt. Für die bei den Affen gefundenen Verhältnisse wäre es wichtig, die *Tupaioidea* kennenzulernen, die eine Zwischenstellung zwischen Halbaffen und Insektenfressern einnehmen, wie schon daraus hervorgeht, daß sie einmal zu diesen, dann wieder zu jenen gestellt wurden, bisher aber hinsichtlich ihrer Duraanatomie völlig unbekannt sind.

Kehren wir zur eingangs gestellten Frage zurück! Das Fehlen einer Hirnsichel bei Reptilien zeigt eindeutig, wie schon Hochstetter feststellte, daß im Beginn der Entwicklung des Säugerstammes eine solche Struktur nicht vorhanden gewesen sein kann, und erst innerhalb desselben ausgebildet worden sein muß. Wann diese Ausbildung einsetzte ist die sich daraus ergebende Frage. Bei den Monotremen besitzt das Schnabeltier eine z.T. verknöcherte Sichel, während sie dem Schnabeligel fehlt. Da diese beiden einem sehr alten und eigenständigen Stamme angehören, können wir annehmen, daß in diesem die Entwicklung der Sichel des Schnabeltieres sehr früh und selbständig einsetzte. Bei den Beuteltieren besitzen die rezenten Primitivtypen, deren Wurzel in der ausklingenden Kreide liegt, schon eine voll entwickelte Falx cerebri, so daß wir annehmen können, daß diese sie schon von deren Vorfahren übernahmen¹⁾.

Die monodelphen (plazentalen) Säuger haben, wie die Befunde bei Insektenfressern dartun, die Sichel erst innerhalb ihrer Unterstämme entwickelt, aber nicht in allen. Auf jeden Fall wurde die Sichel mehrmals und an verschiedenen Stellen des Stammbaumes und des Systems selbständig erworben.

¹⁾ Die Vermutung, eine Falx wäre bei den Beutlern erst in jüngster geologischer Vergangenheit ausgebildet worden und die tertiären Formen hätten noch keine solche gehabt, entbehrt jeder Grundlage. Wenn kein vernünftiger Grund dagegen spricht, dann müssen wir einer Fossilform die Eigenschaften zuerkennen, die ihr konservativ gebliebener rezenter Vertreter auch hat. Außerdem ist die weitgehend übereinstimmende Ausbildung der Sichel aller bisher daraufhin untersuchten Beutlergattungen, die stammesgeschichtlich verschiedenen Alters sind, ein maßgeblicher Grund anzunehmen, daß diese Differenzierung der Falx gemeinsames Erbe von der Stammgruppe her ist. Wäre die Sichel in den verschiedenen Beutlerstämmen erst in jüngerer geologischer Zeit ausgebildet worden, dann wären verschiedene Differenzierungszustände in den einzelnen Familien viel wahrscheinlicher. Es wäre also ein Bild zu erwarten, wie es die Insektenfresser und Halbaffen z. B. bieten.

Das trifft auch für den Primatenstamm zu, der sicher schon sehr früh aus dem Insektivorenstamm entsprang und von hier bis zum Menschen selbständig sich entwickelte. Unter den Halbaffen stehen Formen mit wohlausgebildeter Sichel (*Lemur*) in näherem (*Microcebus*) oder weiterem (*Tarsius*) phyletischem Abstand von solchen, die nur eine Pars interbulbaris falcis neben einer okzipitalen und parietalen Sichelleiste besitzen. Da *Tarsius* das Relikt einer ursprünglich sehr typenreichen, weitverbreiteten, wahrscheinlich noch vor dem Paleozän von primitiven Halbaffen entsprungenen und einseitig spezialisierten Seitenlinie ist, so ist der leider unvollständige Befund von *Microcebus* vorerst für uns wichtiger, da diese Gattung sicher in den Lemurenstamm gehört und wahrscheinlich jünger ist. Die Ausbildung seiner Sichel entspricht ungefähr einem spezialisierten Insektenfressertypus, wie er durch Hochstetter bekannt wurde. Dies, sowie die sehr unterschiedliche Ausbildung der Falx bei anderen Halbaffen, ausschließlich *Tarsius*, zeigt an, daß die Sichel erst innerhalb des Halbaffenstammes entwickelt wurde. Wäre eine wohlausgebildete Sichel von den Vorfahren der Halbaffen auf diese vererbt worden — was auch unwahrscheinlich ist, weil bei Insektenfressern eben keine solche auftritt —, dann wäre die weite Variabilität der Falx bei den Halbaffen (*Microcebus-Lemur*) nicht verständlich. Diese ist sofort erklärlich, wenn man bedenkt, daß es sich um verschieden hohe Entstehungszustände aus der Frühphase eines sich entfaltenden Stammes handelt, die in einzelnen längst stationären Gattungen bis heute erhalten blieben. Damit stimmt auch *Tarsius* überein, der als sehr frühes Halbaffenderivat eine Falx besitzt, die einem sehr ursprünglichen Ausbildungszustand entspricht¹⁾. Außerdem nimmt dieser eine morphologische Zwischenstellung ein, die einerseits an ganz primitive Insektivorenverhältnisse anschließt, andererseits an solche bei manchen Halbaffen. *Tarsius* zeigte im okzipitalen Bereiche der Sichelleiste eine geringe Höhenzunahme derselben, so daß man von einer okzipitalen Sichelanlage sprechen könnte. Daneben fand sich eine hauchdünne Pars interbulbaris

¹⁾ Wir schließen uns der Auffassung an, daß die *Tarsiiformes* sehr früh aus ganz primitiven, vielleicht noch insektivorenhafte Lemurenartigen Formen entstanden. Nach anderer, gut begründbarer Auffassung wären sie von den Lemuren unabhängig aus Insektivoren entsprungen. Vgl. hierzu Simpson (1945, S. 180ff.), Hill (1953) und Remane (1954).

und ein frontales Stück der Pars interhemisphaerica. Nimmt man nun an, daß stammesgeschichtlich die Falx von frontal nach okzipital und andererseits von der hinteren Sichelanlage nach frontal zu wuchs, dann würden sich die Formen, bei denen die Sichel parietal des Balkens am schmalsten ist (*Loris* u. a.) als noch nicht voll ausgebildete Zustände darstellen. Die von Hochstetter erhobenen Befunde an Insektenfressern, sowie die bisher vorliegenden Angaben an Halbaffen, machen sehr wahrscheinlich, daß die Falx an der stammesgeschichtlichen Wurzel der Halbaffen sich auszubilden begann und erst innerhalb derselben zu verschiedenen hohen Differenzierungszuständen kam, die teilweise heute noch erhalten sind.

Um die anatomischen Verschiedenheiten innerhalb der Halbaffen richtig zu bewerten, ist zu bedenken, daß sie das typische Bild einer Primitivgruppe bieten, die früh entstand und rasch aufsplitterte und in ihren Unterstämmen verschieden weitgehend differenziert wurde. Schon im Paleozän sind die beiden Unterordnungen der *Lemuriformes* und *Tarsiiformes* in mehreren differenzierten Formen bekannt (*† Plesiadapidae*; *† Anaptomorphidae*), so daß die ältesten erheblich früher, vermutlich zu Ende der Kreide, gelebt haben müssen. Bald nachher muß die erste Formenstreuung erfolgt sein. So ist die große Zahl der bekannten Formen verständlich, von denen nur eine geringe Zahl bis heute überlebte, die sich um wenige Typen herum ordnet. Von 92 bis 1945 (Simpson) bekannten Halbaffengattungen, inkl. *Tarsiiformes*, sind nur 23 rezent¹⁾!

Durch die anfängliche Formenstreuung und das spätere Erlöschen ganzer Unterstämmen sind die morphologischen Abstände zwischen den rezenten Formen (*Tupaia* — *Lemur* — *Loris* — *Daubentonina* — *Tarsius*) erklärt, denn letztere entsprangen an verschiedenen Stellen des rasch und vielfältig evoluierenden Stammes und eindeutige Primitivtypen stehen heute neben ihren hochdifferenzierten Descendenten²⁾. In dieses phylogenetische

¹⁾ 20 dieser Fossilgattungen sind systematisch nicht sicher einzuordnen.

²⁾ Das wurde hier deshalb ausdrücklich betont, weil sich daraus ergibt, daß die Halbaffen nicht ohne nähere Prüfung als primitiv aufgefaßt werden dürfen. Da die Halbaffen verschieden hohen Evolutionsstufen und verschiedenen Stammlinien entspringen, ist ein an einem Lemuren erhobener Befund nur nach vorheriger ungefährrer Festlegung seines phylogenetischen Ortes (Heberer) als abgeleitet oder ursprüng-

Bild passen die an der Sichel erhobenen sehr verschiedenen Befunde völlig hinein.

Die Sichel der *Ceboidea*, *Cercopithecoidea* und *Hominoidea* zeigt die bei den Halbaffen gefundenen Unterschiede nicht mehr. Hier beeindruckt, trotz aller Variabilität, vor allem die Übereinstimmung, die sich auch in den Faserstrahlungen ausdrückt. Das deutet darauf hin, daß die höheren Affen schon die vollentwickelte Sichel von ihren lemurenartigen Vorfahren übernahmen. Im ganzen sind die höheren Affen die morphologisch viel geschlossener Gruppe als die Halbaffen, was sich auch im Zahlenverhältnis der bekannten Gattungen ausdrückt. Den 92 von Simpson (1945) unterschiedenen Halbaffengattungen stehen nur 66 höhere Primaten, einschließlich des Menschen, gegenüber.

Nach der Feststellung, daß die Sichel im Halbaffenstamm erworben wurde und von diesen den aus ihnen entspringenden höheren Affen weitergegeben wurde, sollen die ausgebildeten Sichel der Primaten verglichen werden. Die fronto-basiale Anheftungsstelle der Falx variiert nur unwesentlich. Sie reicht immer, auch beim Menschen auf das an die Siebplatte anschließende Stück des Planum sphenoidum. Mitunter findet man die Angabe, daß die Sichel des Menschen an der Crista galli angeheftet sei. Das ist nicht ganz richtig, denn anschließend an die Crista galli findet sich eine, individuell stark variable, median stehende Kante am Planum sphenoidum, die schnell abflacht und dem hintersten Zipfel der an der Basis sich anheftenden Sichel außerdem zur Verankerung dient.

Im Zusammenhang mit der Größe der Bulbi olfactorii und damit der Fossa olfactoria ändert sich auch der Umfang der Pars interbulbaris falscis, der immer sehr dünnhäutig ist und durch einen ethmo-frontalen bzw. spheno-frontalen Faserzug gegen die Pars interhemisphaerica abgegrenzt sein kann. Sie ist am umfangreichsten bei den Lemuriden, relativ kleiner bei den geschwänzten Affen und noch kleiner bei den Pongiden und verschwindet beim Menschen, der sowohl durch die höchste Crista galli und die kleinsten Bulbi olfactorii als auch durch den Verlust einer umschriebenen Fossa olfactoria, wie sie von den Affen bekannt ist, ausgezeichnet ist. Der Verlust einer umschriebenen Fossa olfactoria ist beim Men-

lich anzusprechen. Erst wenn die Primitivität eines Merkmales wahrscheinlich ist, können die entsprechenden Verhältnisse der höheren Affen darauf bezogen werden.

schen aber nicht nur durch die Kleinheit der Bulbi olfactorii zu erklären, denn diese sind vermutlich kaum absolut kleiner als bei den Pongiden, relativ zur Masse des Gesamthirnes sind sie beim Menschen natürlich am kleinsten, sondern durch das Lage- und Größenverhältnis zwischen Augen und Cavum cranii¹⁾. Letzteres besitzt bei den Affen relativ kleine vordere Schädelgruben, die mit der geringeren Massenentwicklung der Lobi frontales zusammenhängen. Die Augentrichter sind, abgesehen von ihren umfangreichen Aufbauten, die sie mitunter aufweisen, im Verhältnis zur Schädelhöhle bei den Affen größer als beim Menschen. Da sich außerdem beim Menschen die progressiv entwickelten Stirnlappen stirn- und schläfenwärts über die Augentrichter und den zwischen ihnen befindlichen Teil der Nasenhöhle darüberschieben, so kommt es, zusammen mit den oben geschilderten Verhältnissen zu einer Erweiterung der vorderen Schädelgrube beim Menschen und einer Abflachung ihres Bodens, so daß die ursprünglich tiefe Fossa olfactoria, die eingezwängt war zwischen die Augentrichter, nur mehr eine flache, von der Siebplatte eingenommene und wenig scharf begrenzte Delle geworden ist, aus der die Crista galli scharf vorspringt, die außerdem noch im Laufe der Ontogenese deutlich gehoben wird (K u m m e r 1952). Durch die Abflachung der vorderen Schädelgrube und der Fossa olfactoria erklärt sich wohl auch der Verlust des für das Affenhirn kennzeichnenden Rostralkieles der Stirnlappen beim Menschen.

Akzessorische Duraossifikationen treten in der Sichel meist in ihrem Anheftungsbereich zwischen Frontale und Siebplatte auf.

¹⁾ Über die Form der Bulbi olfactorii bei Affenhirnen kann man sich an Sammlungsmaterial kaum ein richtiges Bild machen, da bei der gewöhnlich geübten Entnahme des Gehirnes die Riechkolben, die in der ziemlich tiefen Fossa olfactoria liegen, die sich noch zwischen die Vorwölbungen der Augentrichter einsenkt, noch im Bereiche des Tractus abreißen und kaum zur Gänze entnommen werden können. Über Form und Größe der Bulbi olfactorii kann man sich noch am leichtesten durch Ausgüsse des Cavum cranii orientieren. An solchen erscheint der Ausguß der Fossa olfactoria als rüsselartiger, ventralgerichteter Fortsatz, dessen siebbeinwärts gerichtete Oberfläche zahlreiche rundliche Rauigkeiten aufweist, die den Löchern der Siebplatte entsprechen. Der erwähnte Fortsatz verbreitert sich gegen die Hemisphären zu und entspricht keineswegs den Tractus olfactorii, denn in den Eingang zur Fossa olfactoria senken sich noch die Rostralkiele der Basialflächen der Stirnlappen ein.

Warum gerade hier ein Prädilektionsort für solche Verknöcherungen liegt, kann nicht erklärt werden. Sie erscheinen als hirnwärts gerichtete Kanten oder lappenartige Knochenvorsprünge, meist unregelmäßig gestaltet, meist am Frontale, mitunter auch an der medianen Leiste des Siebbeines. Letztere werden fälschlich oft als Crista galli bezeichnet, deren Analogon sie sein mögen. Die Crista galli ist knorpelig präformiert und entsteht als Teil des Ethmoid, kann also niemals in einer Falxossifikation ihr Homologon haben. Das Foramen caecum, das beim Menschen zwischen der Vorderkante der Crista galli und dem Beginn der Crista frontalis interna gefunden wird und ein Derivat der Dura enthält, konnte mit Sicherheit nur bei einem Schimpansen-schädel nachgewiesen werden. Verknöcherungen des ethmoidalen Sichelabschnittes sind von Marsupialiern (Hochstetter 1942; Hofer 1953 a, b), Halbaffen (Hochstetter 1942; Hofer 1953 b; v. Lorenz-Liburnau 1906; Starck 1953) und Breitnasenaffen (Leche 1942; Hochstetter 1942; Hofer 1953 b) bekannt. Die Verknöcherung des vordersten Teiles der Falx kann so weit gehen, daß die beiden Bulbusfächer fast vollständig voneinander getrennt werden (*Alouatta*). Bisher konnte ein ähnlicher Zustand bei Schmalnasenaffen nicht gefunden werden. Die Crista frontalis interna ist bei allen Menschenaffen vorhanden. Beim Gorilla ist sie ein sehr flacher allmählich verstreicher Wulst, während sie beim Schimpansen und Orang eine scharfe, vorspringende Kante bildet, die nach okzipital in zwei Schenkel auslaufen kann.

Bei allen höheren Affen ist die Sichel frontal am schmalsten, gewinnt parietal allmählich an Höhe und wird okzipital am höchsten. Bei den Halbaffen trifft dies nicht generell zu. Da aber Grund besteht anzunehmen, daß die Sichel vom ethmoidalen Abschnitt nach hinten und von okzipital nach vorne entwickelt wurde, ist verständlich, daß im noch nicht voll entwickelten Zustand, den wir eben bei manchen Halbaffen finden (*Loris* u. a.), der parietale Sichelteil am schmalsten ist. Der vorne mitgeteilte Befund an einem Orangkopf scheint dem eben Gesagten zu widersprechen, doch ist er noch zu vereinzelt (vgl. dagegen Hochstetter a. a. O. S. 93), um Bedeutung zu haben, um so mehr, als die Möglichkeit einer weitestgehenden Fenestrierung in diesem Bereiche nicht ausgeschlossen werden kann. Bluntschli (1925), S. 313) hat auf solche Fälle beim Menschen hingewiesen.

Vergleicht man die Höhe der Falx und den Verlauf des freien Randes derselben im Einzelfall mit der Form des Schädeldaches, so zeigt sich eine grobe Übereinstimmung zwischen beiden, sofern die Sichel vollentwickelt und nicht durch Fenestrierung am Rande zerstört ist. Das stimmt genau mit der Angabe



Abb. 6 a

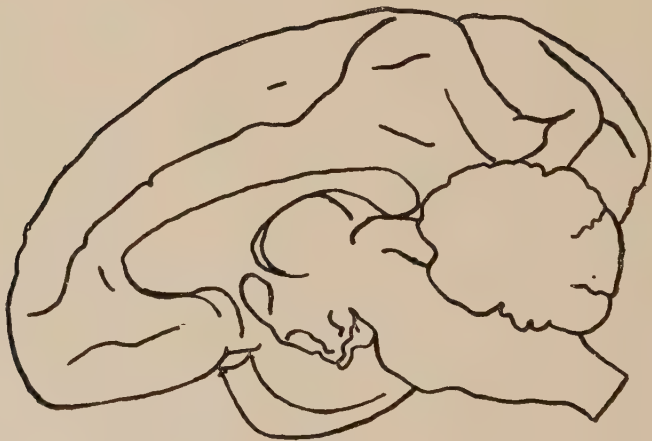


Abb. 6 b

Bluntschlis überein (1925, S. 314), daß Stärke und Faser-
richtung in der Sichel Beziehungen zur wechselnden Form des
Schädeldgewölbes haben. Bei der funktionellen Beziehung der Dura
zum Schädel ist dies auch zu erwarten gewesen. Damit steht im
Zusammenhang, daß die Relation zwischen Sichel und Corpus
callosum sehr variabel ist, denn beide unterstehen anderen be-

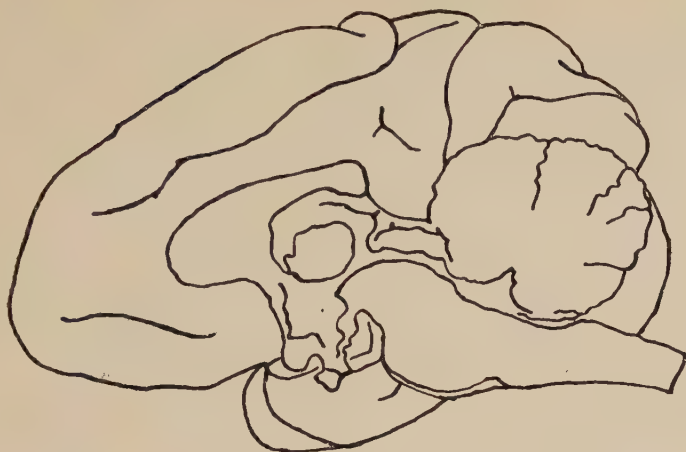


Abb. 6 c



Abb. 6 d

stimmenden Einflüssen: Die Sichel wird vom Schädelgewölbe, der Balken, seine Form, Umfang und Größe vom Grade der Ausbildung des Neocortex und der Lage der Hemisphären im Schädelraum, teilweise vielleicht auch vom Ausmaß der Basiskyphose bestimmt. Damit wechselt das von der Sichel unbedeckte mediale Rindengebiet nicht nur von Gattung zu Gattung, sondern auch



Abb. 6e



Abb. 6f

Abb. 6. Hirnkyphose und Stirnhirnentwicklung bei den Primaten. Vgl. Text S. 328f. a *Lemur varius*; b *Macaca erythraea*; c *Hylobates agilis*; d *Pongo pygmaeus*; e *Pan (Troglodytes niger)*; f *Homo*. a—e Umzeichnungen aus Retzius, f nach Elze. Das menschliche Gehirn ist mit Chlorzinkformol im Situs fixiert, die Affenhirne nach der Entnahme aus dem Schädel. Alle Figuren auf etwa gleiche Größe gebracht

individuell (vgl. Bluntschli 1925), sowie nach dem Alter. Dennoch ergibt sich der Vergleich der Primatenzustände mit denen des Menschen einen Unterschied: Beim Menschen ist der nasal der Lamina terminalis liegende, von der Sichel unbedeckte Teil der Medialfläche der Hemisphären am größten unter allen Primaten. Das erklärt sich durch die propulsive Entwicklung des Stirnhirnes, wodurch es zur Erweiterung der Fossa cranii frontalis kommt, die bei allen Affen weniger geräumig ist als beim Menschen. Die Strecke vom Foramen caecum bis zum Limbus sphenodeus ist beim Menschen relativ länger als bei den Pongiden. Der Schädel macht gleichsam nach frontal für das Stirnhirn Platz, so daß der schmälste, eben vorne liegende Teil der Sichel hier mehr von der Medialfläche der Hemisphären frei läßt. Daß tatsächlich eine Erweiterung der vorderen Schädelgrube beim Menschen statthatte, die sich auch in den Lageverhältnissen zwischen Falx, Medialfläche, der Stirnhirne und prae-sellärer Schädelbasis ausdrücken muß — auf diese Tatsache hat auch Bolk (1915) sehr nachdrücklich hingewiesen —, zeigt ein Vergleich zwischen Mensch und Orang. Letzterer besitzt von allen Menschenaffen, auch im erwachsenen Zustand, das am meisten gerundete Cavum cranii¹⁾, dessen Stirnteil in gleichmäßiger Rundung zur Fossa olfactoria hin abfällt. Beim adulten Männchen ist dies weniger deutlich als beim Weibchen und besonders beim Kind. In dieser Hinsicht erinnert der Orang am meisten von allen Pongiden an die menschlichen Verhältnisse. Das Gehirn des Orang zeigt jedoch, mit dem menschlichen verglichen, ebenso wie das der anderen Menschenaffen, kleine Lobi frontales (Abb. 6). Im Zusammenhang damit findet man auch die relativ kleine mediale, von der Sichel unbedeckte Hemisphärenfläche.

Ein weiterer Unterschied zwischen Mensch und Pongiden besteht darin, daß bei ersterem, zwischen dem okzipitalen Teil des freien Sichelrandes und dem im Medianschnitt den Verlauf des Firstes des Tentorium angehenden Sinus rectus, kaum ein Winkel besteht, so daß der Rand der Sichel in fast gleicher Verlaufsrichtung in den First des Zelttes überzugehen scheint (Abb. 7).

¹⁾ Unsere Abb. 4a zeigt einen etwas zu sehr lateral geführten Paramedianschnitt und gibt daher die Verhältnisse der vorderen Schädelgrube nicht richtig wieder, die dadurch stärker gerundet erscheint, daß sie den Medialabschnitt des linken Orbitaldaches schon zeigt, der im Schnitt getroffen ist.

während bei letzteren ein besonders beim Orang deutlicher Winkel zwischen beiden besteht. Die Erklärung dafür bietet sich in der Entfaltung der Großhirnhemisphären, die beim Menschen mehr als halbkugelig das Stammhirn beiderseits umfassen und in weiterem Ausmaße als bei Pongiden das Kleinhirn überlagern. Dadurch kommt es zu der bekannten, den menschlichen Schädel kennzeichnenden Auswölbung des Schädeldaches nach frontal, parietal und okzipital, ebenso nach lateral, wodurch die



Abb. 7. Sichelform und -strahlung bei einem erwachsenen Mann mit vollständigem Gebiß. An einzelnen Stellen ist die Sichelfläche angeschnitten. Beachte den Übergang des freien Sichelrandes in den Tentoriumfirst und den Verlauf des Sinus rectus und S. sagittalis inferior. Vgl. Text S. 327.

Nach Bluntschli (1925, Abb. 2)

Kugelform des Schädels entsteht. Das Stamm- und Kleinhirn, insbesondere die im Medianschnitt getroffenen Teile, folgen dieser Differenzierung und der damit einhergehenden Mengenentfaltung des Großhirnes nicht im gleichen Verhältnis. Vergleicht man Medianschnitte von Affenhirnen mit einem solchen des menschlichen Gehirnes, so zeigt sich das relative Zurückbleiben des Klein- und Stammhirnes hinter dem Großhirn, dessen am eindrucksvollsten entwickelter Teil das Stirnhirn ist (Abb. 6). Die Medianschnitte der Affenhirne geben von den tatsächlichen Ver-

hältnissen der Stirnlappen deshalb kein ganz richtiges Bild, weil der Rostralkiel der Lobi frontales, der sich zwischen den beiden Impressiones orbitales nach basial vorwölbt, eine weitere Erstreckung des Frontallappens vortäuscht. Die Hirnkyphose ist beim Menschen infolge der Stirnlappenentwicklung am stärksten ¹⁾.

Die starke Auswölbung des menschlichen Schädels und der Hemisphären nach okzipital und parietal über das Cerebellum und seine Grube und damit über das Tentorium hinweg, erklärt auch, daß der hintere freie Sichelrand und der First des Tentorium fast ineinander übergehen und nicht den Knick bilden, den wir bei den Cercopitheciden und Pongiden fanden, denn einerseits muß sich die Falx zum Tentorium niedersenken, von dem sie die funktionell wichtigen okzipito-frontalen Faserzüge übernimmt, andererseits wölben sich die Hinterhauptslappen über das Kleinhirn hinweg. Das bedeutet, daß die am Schädeldach fixierte und ihrer Verlaufsrichtung vom Schädelgewölbe her bestimmte Sichel (Bluntschli 1925) okzipital an Höhe gewinnt, wodurch das Ineinander-Übergehen des freien Sichelrandes und des Firstes des Tentorium zustande kommt.

Mit diesen Überlegungen sind wir in den sehr komplexen Problemkreis der Hirn-Schädel-Relationen und ihrer Beziehungen zum Gestaltungsprinzip des Schädels gekommen, der in letzter Zeit mehrfach diskutiert wurde, worauf wir hier nicht eingehen können (Weidenreich 1924, 1941; Dabelow 1929, 1930; Hochstetter 1943; Diepen 1948; Spatz 1949, 1950; Hofer

¹⁾ Über die Ausmaße der Hirnkyphose können nur ganz sichere Aufschlüsse an solchen Gehirnen gewonnen werden, die durch Injektion im Schädel fixiert wurden. Das Material für solche Präparate ist, besonders von Menschenaffen, sehr schwer zu gewinnen. Auch bei menschlichen Gehirnen, die erst nach der Entnahme aus dem Schädel fixiert wurden, ist die Hirnkyphose nie ganz richtig dargestellt, weil Medulla und Kleinhirn immer etwas gegen die Hinterhauptslappen sinken, oder etwas weiteren Abstand von denselben aufweisen, wenn das Gehirn an der Arteria basialis hängend fixiert wurde. Die letztere Methode wendete Retzius an. Die hier gegebenen Abbildungen sind daher nur annäherungsweise richtig. Beim menschlichen Gehirn das in situ fixiert wurde, ist die Kyphose etwas stärker. Die Abb. 6 zeigt die beim Menschen erheblich stärker ausgebildete Hirnkyphose. Auf die noch problematischen Beziehungen, die sich daraus zur Basiskyphose ergeben, soll in diesem Zusammenhange nicht eingegangen werden.

1952, 1953, 1954 a, b; Starck 1952, 1953; Lang 1952; Kummer 1952 a, b; 1953 u. a.).

Die Faserstrahlung der Falx läßt immer eine vordere und hintere Abteilung unterscheiden, wenn überhaupt eine Faserung erkennbar ist; an der unausgebildeten Sichel von *Tarsius*, wahrscheinlich auch *Microcebus*, war keine Faserung vorhanden.

Die Vorderstrahlung ist bei Halbaffen deutlicher differenziert als die Hinterstrahlung, von der nur eine gleichmäßig erscheinende fibröse Verdichtung über dem Tentorium gefunden wird (*Lemur mongoz*; *Arctocebus*, *Galago* nach Starck). Die Vorderstrahlung, die a-Fasern Popas (1936, S. 91), besteht aus ethmo-frontalen, ethmoparietalen und fronto-parietalen bzw. fronto-okzipitalen Faserzügen, die sich nach hinten auffächern. Im einzelnen besteht außerordentliche Variabilität. Bei Halbaffen kommt noch ein Faserzug hinzu, der ethmo-frontal, bzw. spheno-frontal verläuft und die immer zarte Pars interbulbaris fascis von der Pars interhemisphaerica scheidet. Mit der Rückbildung der ersteren bei höheren Affen fällt auch dieses, der Vorderstrahlung zuzurechnende Faserbündel weg.

Deutlich differenziert tritt die Hinterstrahlung erst bei höheren Affen auf, wo sie meist zwei deutlich unterscheidbare Faserfächer aufweist. Der vordere ist manchmal auf ein in den freien Sichelrand eintretendes okzipitio-frontales Bündel beschränkt, kann aber auch stark nach parietal auffächern und ist in diesen Fällen dann schwierig von den okzipitalen Faserfächern der Hinterstrahlung zu trennen. Die ersteren Bündel gehören zu b-Fasern, die letzteren zu den c-Fasern nach Popa.

Die Sichelstrahlung ist demnach bei allen höheren Affen und beim Menschen nach dem gleichen Prinzip angeordnet und zeigt jene Verschiedenheiten, die sowohl aus der individuellen Variation als auch aus der verschiedenen Schädelform zu erwarten waren.

Die Sichelstrahlung des Hundes ist von Zimmermann (1936) untersucht worden, so daß ein Vergleich mit den Affenverhältnissen möglich ist. Die Sichel der Affen und die der Raubtiere ist nicht von einer gemeinsamen Stammform, die schon eine solche besaß, übernommen worden, sondern muß auf phylogenetisch selbständigem Wege nach der Abzweigung des Raubtier- bzw. Affenstammes aus den primitiven Insectivoren entwickelt worden sein, da ja die Insektenfresser, soweit bisher bekannt,

keine oder keine vollentwickelte Sichel besitzen. Die Sichelstrahlung des Hundes stimmt nun in weitem Rahmen mit der der Affen in ihrem prinzipiellen Aufbau überein, und da diese Übereinstimmung nicht historisch, als von Insektenfressern übernommen, gedeutet werden kann, so spricht sie für ihre funktionelle Bedingtheit.

Zimmermann (1936, S. 120 ff.; Abb. 3 und 5) findet beim Hunde „ethmoidale Querbündel“, die er der j-Faserung Popas zurechnet, während wir sie der Vorderstrahlung aus topographischen Gründen beizählten, die die Pars interbulbaris von der P. interhemisphaerica falcis scheiden. Dieses Faserbündel entspricht dem fronto-ethmoidalen auch bei Halbaffen gefundenen Faserzug, der nach Zimmermann bei kurz- und rundköpfigen Hunden undeutlich ist. Die „Hauptfaserung“ Zimmermanns ist beim Hunde ebenfalls variabel; sie gehört zur Vorderstrahlung. Sie kommt z. T. vom Ethmoid, z. T. von dem Querfaserzug und zieht nach okzipital in der, auch von Affen bekannten Weise, wobei sie Beziehungen zu frontalen und parietalen Faserzügen aufweist, die von der Crista frontalis interna kommen. Vom Hauptfaserzug, der die typische ethmo-okzipitale bzw. ethmo-frontale und fronto-parietale Verlaufsrichtung zeigt, spaltet sich ein Bündel nach unten ab (Zimmermann a. a. O. S. 124, Abb. 5; 1''), das in die Tentoriumfaserung übergeht und deshalb der hinteren Strahlung zuzurechnen wäre. Genau dasselbe Bündel wurde bei *Comopithecus* in deutlicher Differenzierung gefunden. Alle okzipitalen Faserungen, die Zimmermann beschreibt, stimmen in groben Zügen auch mit den Affenverhältnissen überein, die wir dort der Hinterstrahlung zugerechnet haben.

Bei Affen fehlt eine Falx cerebelli und eine Falx rhinencephali. Letztere bildet beiderseits lateral von dem fronto-ethmoidalen Faserzug („ethmoidaler Querfaserzug“ Zimmermann) ausgehend ein membranöses Septum, das bogenförmig die Bulbuskammern gegen das Cavum cranii abgrenzt. Näheres bei Zimmermann (a. a. O. S. 125 f.).

IV. Zusammenfassung

Die Anatomie der Falx cerebri wird an Halbaffen und Affen untersucht. Eine unausgebildete, nur aus Sichelstele und Pars interbulbaris falcis bestehende Dura septalis des Endhirnes be-

sitzen *Tarsius* und *Microcebus*. Die übrigen Halbaffen besitzen eine in verschiedenem Maße entwickelte Sichel. Da die *Insectivora* keine vollentwickelte Sichel besitzen, ist wahrscheinlich, daß dieselbe bei Halbaffen erst zur Differenzierung kam. Alle höheren Affen weisen vollständige Sichel auf, die sie von den Halbaffen übernommen haben dürften. Pars interbulbaris und interhaemisphaerica falcis können bei Halbaffen (*Lemur*, *Daubentonia*) deutlich unterschieden werden. Erstere wird bei höheren Affen allmählich rückgebildet und verschwindet völlig beim Menschen.

Vordere und hintere Sichelstrahlung können meist unterschieden werden. Zur Vorderstrahlung wird ein fronto-ethmoidaler Faserzug gerechnet, der die Pars interbulbaris von der Pars interhemisphaerica falcis scheidet, der auch bei *Canis* nachgewiesen wurde (Zimmermann 1936). Die Faserzüge der Sichelstrahlungen variieren stark, zeigen aber im Prinzip, insbesondere bei Pongiden, schon die Anordnung, die auch beim Menschen gefunden wird.

Aus stammesgeschichtlichen Gründen wird die Ansicht vertreten, daß die Falx innerhalb der Säugerstämme mehrfach und selbständig zur Differenzierung kam.

V. Literaturverzeichnis

- Beneke: Über Tentoriumzerreißen bei der Geburt. Münch. med. Wschr. **57** (1910). (zit. n. Bluntschli). — Bluntschli, H.: Zur Frage nach der funktionellen Struktur und Bedeutung der harten Hirnhaut. Roux Arch. Entw. mech. **106** (1925). — Bolk: Über Lagerung, Verschiebung und Neigung des Foramen magnum am Schädel der Primaten. Z. Morph. u. Anthropol. **7** (1917). — Clara, M.: Das Nervensystem des Menschen. Leipzig, J. A. Barth 1942. — Clark, W. E. le Gros: History of the Primates 1950. London, British Museum (Natural History) 2nd Edition. — Connolly, C. J.: External Morphology of the Primate Brain. Ch. C. Thomas, Springfield, Ill. USA (1950). — Dabelow, A.: Über Korrelationen in der phylogenetischen Entwicklung der Schädelform I. Morph. Jb. **63** (1929). — Ders.: Dasselbe II. Ibidem **67** (1931). — Deggeler, C.: Beitrag zur Kenntnis der Architektur des fetalen Schädels 1941. Z. Anat. u. Entw. gesch. **111** (1942). — Diepen, R.: Über Lage- und Formveränderungen des Hypothalamus und des Infundibulum in Phylogenese und Ontogenese. Dtsch. Z. Nervenheilk. **159** (1948). — Fiedler, W.: System der Primaten. G. Karger (Basel), gedrucktes Manuskript (1954). — Heberer, G.: Der

phylogenetische Ort des Menschen. Studium generale 4 (1951). — Hill, W. C. Osman: Primates. I. *Strepsirhini*. Edinburgh. University Press. 1953. — Hochstetter, F.: Über die Entwicklung und Differenzierung der Hüllen des menschlichen Gehirnes. Morph. Jb. 83 (1939). — Ders.: Über die harte Hirnhaut und ihre Fortsätze bei den Säugetieren. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 106 (1942). — Ders.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der kraniozerebralen Topographie des Menschen. Ebd. (1943). — Hofer, H.: Der Gestaltwandel des Schädels der Säugetiere und Vögel... Verh. Anat. Ges. Marburg 1952. — Ders.: Über das gegenwärtige Bild der Evolution der Beuteltiere. Zool. Jb. Anat. 72 (1952). — Ders.: Über Gehirn und Schädels von *Megaladapis edwardsi* G. Grandidier (*Lemuroidea*) etc. Z. wiss. Zool. 157, 1953. — Ders.: Beobachtungen am Hirnrelief der Außenfläche des Schädels, usw. Nachtaffen (*Aotes*, *Ceboidea*). Oberhess. Ztg. Festschr. f. W. J. Schmidt (1954a). — Ders.: Die kranio-zerebrale Topographie der Affen usw. Homo (im Druck (1954b)). — Ders. Beobachtungen an der Großhirnsichel... *Daubentonia madagascariensis*. Anat. Anz. (i. Druck; 1954c). — Kälén, J.: Zum Problem der menschlichen Stammesgeschichte. Experientia 2 (1946). — Kappers, C. U. A.: The brain of a Lebanese. J. comp. Neur. 56 (1932). — Klatt, B.: Die theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform. Biol. gen. 19 (1949). — Kummer, B.: Zur Entstehung der menschlichen Schädelform. Verh. Anat. Ges. 49. Vers. Heidelberg 1951. — Ders.: Untersuchungen über die ontogenetische Entwicklung des menschlichen Schädelbasiswinkels. Z. Morph. u. Anthrop. 43 (1952). — Ders.: Untersuchungen über die Entwicklung der Schädelform des Menschen und einiger Anthropoiden. Abh. exakt. Biol. H. 3 (1953). — Lang, Ch.: Über die Ontogenie der Knickungsverhältnisse beim Vogelschädel. Verh. Anat. Ges. 50. Vers. Marburg 1952. — Leche, W.: Die Beziehungen zwischen Gehirn und Schädel bei den Affen. Zool. Jb. Suppl. 15 (1912). — Lorenz-Liburnau, L. v.: *Megaladapis edwardsi* G. Grandidier. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math. Nat. Kl. 77 (1905). — Popa, G. T.: Mechanostruktur und Mechanofunktion der Dura mater des Menschen. Morph. Jb. 78 (1936). — Retzius, G.: Das Affenhirn. 1906. — Schultz, A. H.: Growth and development of the chimpanzee. Contrib. Embryol. 28 Carnegie Inst. Wash. Publ. 518. — Ders.: Growth and development of the orang-utan. Ebd. 29 (1941). — Ders.: Growth and development of the proboscis monkey. Bull. Mus. Comp. Zool. 89 (1942) 6. Cambridge, Mass. — Ders.: Morphological observations on gorillas, in: The anatomy of the gorilla. Columbia Univ. Press 1950, New York. — Simpson, G. G.: The Principles of Classification and a Classification of Mammals. Bull. amer. Mus. Nat. Hist. 85 (1945). — Spatz, H.: Über Gegensätzlichkeit und Verknüpfung bei der Entwicklung von Zwischenhirn und „Basaler Rinde“. Allg. Z. Psychiatr. 125 (1949). — Ders.: Menschwerdung und Gehirnentwicklung. Nachr. Gießener Hochschulg. 20 (1950). — Spatz, H. und Stroescu, G. J.: Zur Anatomie und Pathologie der äußeren Liquorräume des Gehirnes. Nervenarzt 7 (1934). — Starck, D.: Form und Formbildung der Schädelbasis bei Chiropteren. Verh. Anat. Ges. 50. Versammlung Marburg 1952. — Ders.: Morphologische Unter-

suchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugerschädels. *Z. wiss. Zool.* **157**, 1953. — Strasser, H.: Über die Hüllen des Gehirnes und des Rückenmarkes, ihre Funktion und Entwicklung. *C. r. l'ass. d. anatomistes 3^m sess. Lyon 1901*. — Töndury, G.: Über den Bauplan des fetalen Schädels. *Rev. Suisse Zool.* **49** (1942). — Weidenreich, F.: Die Sonderform des Menschenschädels als Anpassung an den aufrechten Gang. *Z. Morph. u. Anthropol.* **24** (1924). — Ders.: The brain and its role in the phylogenetic transformation of the human skull. *Trans. Philos. Soc. Philad. N. S. Pt. 5*, **31** (1941). — Wimmer, K.: Die Architektur des Sinus sagittalis cranialis . . . als statische Konstruktion. *Z. Anat. u. Entw.gesch.* **116** (1953). — Witzig, K. Beitrag zur Frage nach der funktionellen Struktur der Dura mater cerebri des Menschen. *Vjschr. Naturf. Ges. Zürich* **85** (1940). — Zimmermann, G.: Über die Dura mater encephali . . . Hundes. *Z. Anat. Entw.gesch.* **106** (1936).

*Aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Dr. Senckenbergischen
Anatomie Frankfurt/Main*

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes von *Melopsittacus undulatus*

Von

Charlotte Lang

(Ausgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft)

Mit 24 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 29. März 1954)

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung, Material und Methode	336
II. Chondrocranium	337
III. Osteocranium	350
IV. Diskussion	374
A. Die Basis des Osteocranium	374
B. Acrochordalknorpel und Chordaspitze	377
C. Die occipitale Schädelbasis des Chondrocranium	378
D. Die Beziehungen des Tractus olfactorius zu den Elementen der Orbita	379
E. Das Basipterygoidgelenk und das accessorische Spheno- Pterygoidgelenk	380
F. Die Nasenregion	381
V. Zusammenfassung	385
VI. Literatur	387

I. Einleitung, Material und Methode¹⁾

Abraham (1901), Kesteven (1940/41) und Berlioz (1941) berichten allgemein vergleichend über den Schädel von *Melopsittacus undulatus* oder gehen nur auf ganz bestimmte Teilprobleme ein. Das Ziel der vorliegenden Arbeit war das Studium des Chondrocranium und des embryonalen Osteocranium mit besonderer Berücksichtigung von Schädelbasis und Nasenkapsel. Wie die Durchsicht der Literatur ergab, liegen über die Entstehung und Abgrenzung der einzelnen Schädelbasiselemente einander widersprechende Befunde vor. Entweder wurde die Basis des Vogelschädels als eine Verschmelzung von dermalen und autochthonen Knochenelementen betrachtet (W. K. Parker 1870, Suschkin 1899, Tonkoff 1900, Marinelli 1936 u. a.), oder man sah in ihr eine der Entstehung nach einheitliche endoperichondrale Ossifikation (Kesteven 1941, 1942). Außer Schädelbasis und Nasenkapsel wurde der Verlauf der Chorda dorsalis, das Basipterygoidgelenk, die sekundären Gaumengelenke und der Verlauf des Tractus olfactorius genauer untersucht.

Die vorhandenen Entwicklungsstadien sind aus Gründen der Übersicht in zwei Abschnitten behandelt worden. Der erste Abschnitt der Arbeit (Chondrogenese) erfaßt die ontogenetisch jüngeren Stadien. Es werden daher hauptsächlich Probleme des Chondrocranium behandelt. Der zweite Abschnitt stellt die Osteogenese in den Vordergrund der Betrachtung. Es sei ausdrücklich betont, daß das zuletzt besprochene Stadium des ersten Abschnittes kein Stadium optimum darstellt. Ein solches existiert für den Schädel als Ganzes nicht. Reinbach (1953) spricht diesbezüglich von einem immerwährenden gleichzeitigen Auf- und Abbau während der Entwicklung, da ja, wie dies auch für den Schädel der Aves zutrifft, einzelne Elemente bereits verknöchern, während andere noch nicht voll knorpelig ausgebildet sind.

Zur Untersuchung wurden Sagittal-, Horizontal- und Frontalschnittserien folgender Arten verwendet:

Melopsittacus undulatus (14 Serien, Kopflänge von 2,2—11,0 mm),
Gallus gallus (8 Serien, Kopflänge von 2,3—17,0 mm),
Columba livia domestica (5 Serien, Kopflänge von 3,0—15,0 mm),
Passer domesticus (1 Serie, Kopflänge 12,0 mm),
Struthio camelus (1 Serie, Kopflänge 44,0 mm).

¹⁾ Die Arbeit wurde am Zoologischen Institut der Universität Wien begonnen und an der Dr. Senckenbergischen Anatomie Frankfurt/Main beendet. Dem inzwischen verstorbenen Direktor des Zoologischen Institutes Wien, Herrn Prof. Dr. O. Storch sowie dem jetzigen Institutsvorstand, Herrn Prof. Dr. W. Marinelli, habe ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes zu danken. Für die Stellung des Themas, die Leitung der Arbeit sowie für das mir zur Verfügung gestellte Material bin ich Herrn Doz. Dr. H. Hofer zu großem Dank verpflichtet. Herrn Direktor Prof. Dr. D. Starck, Frankfurt, möchte ich für die Überlassung einer Struthioserie und für wichtige Hinweise während der Fertigstellung des Manuskriptes danken.

Die Angabe der Bruttage wurde vermieden, da diese nicht immer genau feststellbar waren. Die Embryonen gleicher Entwicklungshöhe wurden jeweils in der morphologischen Beschreibung der einzelnen Stadien zusammengefaßt.

Fixation: Pikrinsäure-Sublimat, Zenkersche Flüssigkeit, Formol-Alkohol (Schaffer), Flemmingsche Flüssigkeit und Bouin.

Die Entkalkung der größeren Köpfe erfolgte in 5 % wäßriger Salpetersäure.

Einbettung: Celloidin-Paraffin.

Schnittdicke: kleinere Embryonen 14 μ und 16 μ , größere Embryonen 20 μ , *Struthio camelus* 44 μ .

Färbung: Hämalaun-Eosin, Mallory und Azan n. Heidenhain.

Die Abbildungen wurden, soweit sie nicht Mikrophotographien sind, durch Spiegelprojektion der einzelnen Schnitte erhalten.

II. Chondrocranium

Stadium A. Untersuchte Embryonen:

Melopsittacus undulatus: Kopflänge 2,2, 4,0, 4,8 mm

Gallus gallus: Kopflänge 2,3, 15 mm

Columba livia domestica:

Kopflänge 3,0 mm

Die folgenden Angaben beziehen sich auf *Melopsittacus*, *Gallus* und *Columba*. Die aus dem Vergleich resultierenden Abweichungen werden gesondert angeführt.

Die Chorda dorsalis zeigt in diesem Stadium einen deutlichen Knick innerhalb des Mesenchyms, der Anlage des späteren Acrochordalknorpels. Bei *Melopsittacus* und *Columba* reicht die Chordaspitze, jener Teil, der von Saint Remy (1896) als „chorda descendens“ bezeichnet wurde, von caudal an die Hypophyse heran und endet dort (Abb. 1). Bei *Gallus* aber läßt sich jener Chordaanteil bis zum dorsalen Dach der Mundbucht verfolgen und unterscheidet sich histologisch vom übrigen Chordaabschnitt „chorda ascendens“ durch die Art seiner Zellen (Abb. 2). Sie gleichen in ihrem Aussehen sehr den umgebenden Bindegewebszellen, liegen aber nicht verstreut, sondern formen einen Strang, der nach einem abermaligen Knick caudal der Hypophyse nach ventral läuft. Der Darstellung von Saint Remy (1896) zufolge werden die Zellen der Chordaspitze noch vor Beginn der Osteogenese abgebaut, wobei die umliegenden Bindegewebszellen als Phagocyten funktionieren sollen. Es besteht aber

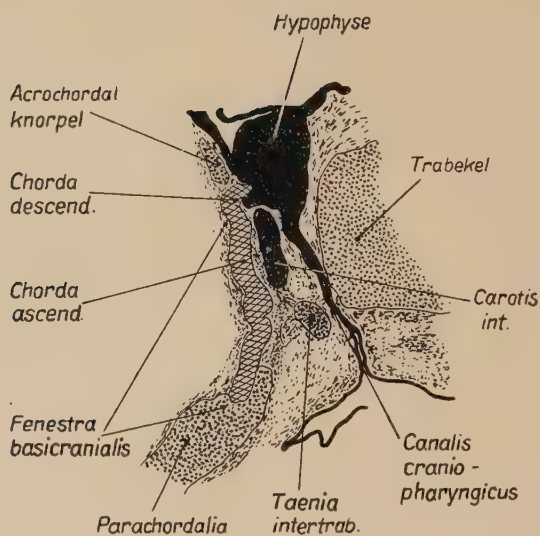


Abb. 1. *Columba livia domestica*: Chordaknick und Taenia intertrabecularis, Zenker, Azan, 12μ sagittal, 22fache Vergrößerung

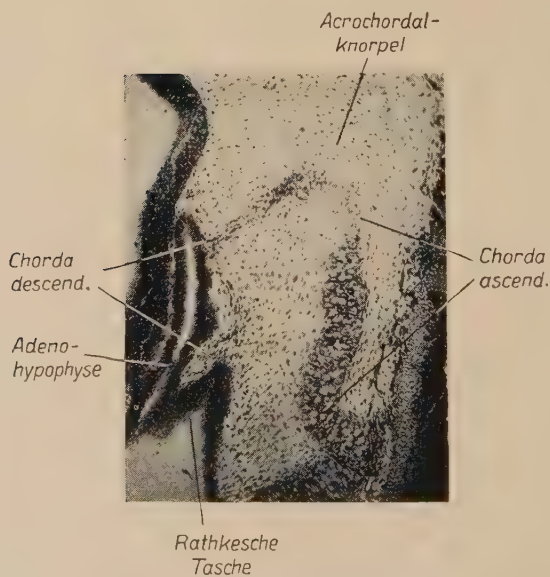


Abb. 2. *Gallus gallus*: Chordaknick, Kopflänge 1,5 mm, Zenker, 14μ sagittal, Mikrophoto, Photoocular 7fach, Objektiv 3fach, Vergrößerung 55fach

auch die Möglichkeit, daß die entvakuolisierten Chordazellen direkt zu Bindegewebszellen umgewandelt werden. Die Umwandlung ist zu Beginn der Osteogenese bei allen drei Formen noch nicht abgeschlossen (vgl. Tinnunculus, Suschkin 1905). Rabl-Rückhardt (1880) konnte ebenfalls an der Chorda von Haifischembryonen eine Beuge bzw. „Chordabrücke“ feststellen. Mehrere flache Windungen kennzeichnen den Verlauf der Chorda ascendens. Der Acrochordalknorpel liegt sowohl caudal als auch dorsal (Abb. 2) der Chordaspitze (im Gegensatz zu De Beer und Barrington 1934) und kann daher nicht als vorderstes Element des Achsenskelettes bezeichnet werden. Er besteht aus prochordalem Gewebe, die Intercellularräume sind im Vergleich zu jenen des Bindegewebes viel kleiner. In der Grundsubstanz treten kollagene Fasern auf.

Die Parachordalia zeigen histologisch den selben Charakter wie der Acrochordalknorpel. Sie entsprechen Suschkins (1905) Umhüllungsmasse bei Tinnunculus sowie de Beers (1937) „parachordal cartilage“. De Beer unterscheidet „anterior parachordals“ und „posterior parachordals“, die durch die Fenestra basicranialis bzw. Suschkins hinterer Schädelbasisfontanelle getrennt werden, diese aber später schließen (Abb. 1). Bei Gallus und Columba kann eine Trennung von „anterior parachordals“ und „posterior parachordals“ durchgeführt werden, bei Melopsittacus hingegen ist die Grenze zwischen den beiden Basalplattenanteilen nur durch eine kleine Kerbe im Knorpel angedeutet.

Im Bereich der Ohrregion fehlt jede Chondrogenese.

Stadium B. Untersuchte Embryonen:

Melopsittacus undulatus:

Kopflänge 4,8 mm

Gallus gallus: Kopflänge 4,8, 6,0, 7,0 mm

Columbalivia domestica: Kopflänge 7,0 mm

Die Chorda dorsalis reicht bis an die Hypophyse heran, die Pars descendens wurde bei *Melopsittacus* rückgebildet. Innerhalb der Basalplatte sind noch einzelne Windungen zu beobachten.

Der Acrochordalknorpel ist mit den Parachordalia verschmolzen und vom umliegenden Mesenchym deutlich abzugrenzen. Lateral steht der Acrochordalknorpel bei *Melopsittacus* und

Columba mit der *Pila antotica* in Verbindung. Diese entsteht, wie bekannt, bei *Gallus* unabhängig von anderen Knorpel-elementen. Der Oculomotorius verläuft von dorsal kommend zuerst durch den Acrochordalknorpel, lateral zwischen diesem und der *Pila antotica*, nur bei *Gallus* zieht er dorsal jener Knorpel-elemente in die Orbita.

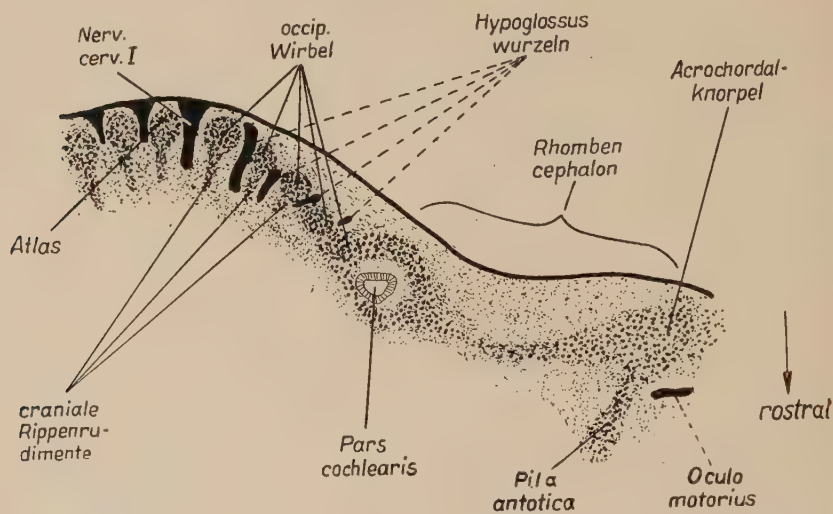


Abb. 3. *Melopsittacus undulatus*: Occipitale Schädelbasis mit Acrochordalknorpel und *Pila antotica*, Kopflänge 5 mm, Formol-Alkohol, Mallory, 16 μ sagittal, Vergrößerung 22fach

Die Polknorpel entstehen gemeinsam mit den Trabekeln, sie verschmelzen mit dem ventralen Anteil des Acrochordalknorpels und begrenzen lateral die Hypophysengrube (siehe Struthio, Brock 1937). *Columba* besitzt in der Hypophysenregion ein weiteres Knorpel-element, die *Taenia intertrabecularis* (Abb. 1), sie liegt medial der Basitrabekel, ist mit dieser verschmolzen und stellt wie bei *Passer* eine Verbindung der beiden lateralen Wände der Hypophysengrube her. Die *Taenia* liegt caudal des *Canalis cranio-pharyngicus*.

Rostral der Hypophyse erscheint die *Trabecula communis*. Sie bildet im Bereich der Orbita ein schmales Septum, dessen ventraler Rand stark verbreitert ist und die Entstehung aus den beiden *Trabeculae* erkennen läßt. In der Ethmoidalregion geht die *Trabecula communis* in ein *Septum nasi* über.

Ein *Proc. infrapolaris* verbindet bei *Melopsittacus* die Polknorpel mit den *Parachordalia* bzw. mit der Basalplatte

(Abb. 5). Er liegt medial der Carotis interna und des Ramus palatinus (Abb. 4). Bei Gallus kommt keine Verbindung zustande. Sie erfolgt ontogenetisch später durch das Basisphenoid. Eine Basitrabekel finden wir bei *Columba*, sie zieht vom ventralen Rand der Trabecula nach lateral und verschmilzt rostral der Pars otica mit der Basalplatte. Der Abducens läuft mit den Ästen des Trigemini durch die Incisura prootica in die Orbita.

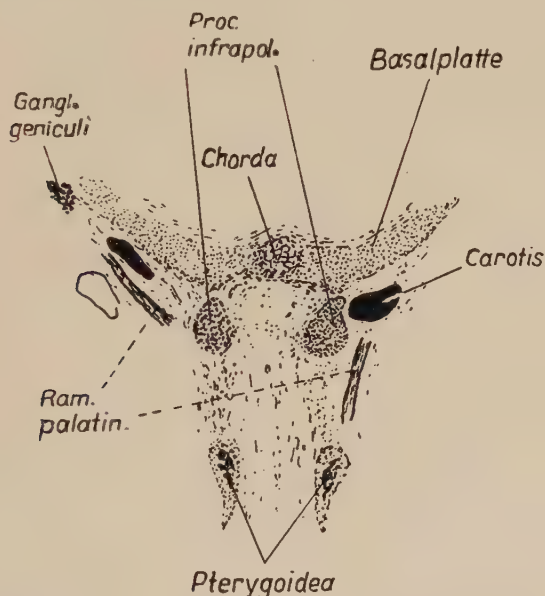


Abb. 4. *Melopsittacus undulatus*: Processus infrapolaris mit Ramus palatinus, Kopflänge 4,8 mm, Formol-Alkohol, Mallory, 16 μ ; horizontal, Vergrößerung 18fach

Die Basalplatte zeigt vor allem bei *Gallus* und *Columba* in ihrem mittleren Abschnitt eine enorme Fenestra basicranialis (Abb. 1). Innerhalb der caudalen Basalplatte treten zwei freie Occipitalbögen auf, rostral von diesen sind weitere Bögen durch Einkerbungen im Knorpel erkennbar, bei *Melopsittacus* drei (Abb. 3), bei *Gallus* zwei, *Columba* besitzt nur die Anlage eines weiteren Occipitalbogens. (Vergleiche die verschiedene Anzahl von Occipitalbögen bei *Gallus*, Froriep 1883, Tonkoff 1900, Sonies 1907, bei *Tinnunculus*, Suschkin 1905, bei *Anas*, de Beer und Barrington 1934.) Van Wihje (1922) bezeichnet jene Bögen, die nur mehr durch Einkerbungen im Knorpel erkennbar sind, als Occipitospinalbögen. Sie liegen in

der Basalplatte am weitesten rostral. De Beer (1934) konnte aber zwischen occipitalen und spinooccipitalen Bögen keinen morphologischen Unterschied erkennen, meinen Untersuchungen nach besteht auch kein histologischer. Der Autor (1937) bezeichnet daher sämtliche Bögen der occipitalen Basalplatte als Occipitalbögen. Eine Segmentierung der Basalplatte findet man bei *Melopsittacus* zwischen Foramen magnum und Pars cochlearis, bei *Gallus* nimmt sie zwei Drittel, bei *Columba* nur ein Drittel des vorgenannten Bereiches ein.

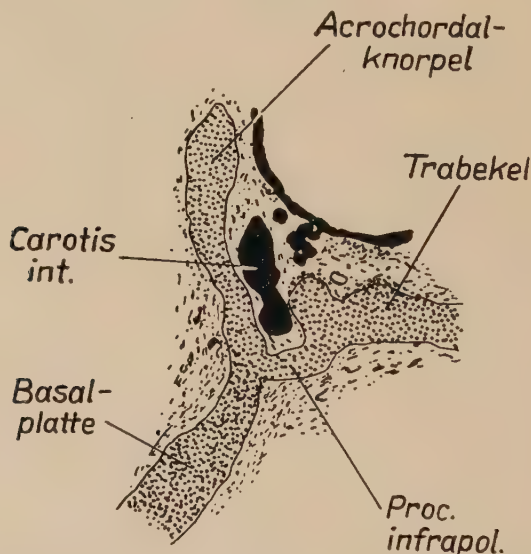


Abb. 5. *Melopsittacus undulatus*: Processus infrapolaris und Acrochordalknorpel, Kopflänge 5 mm, Formol-Alkohol, Mallory, 16 μ sagittal, Vergrößerung 45fach

Ventral der Occipitalbögen sind Rippenrudimente zu beobachten, fünf bei *Melopsittacus*, drei bei *Gallus* und zwei bei *Columba*. Die Rippenrudimente tragen prochondralen Charakter (siehe auch de Beer 1934), Suschkin (1905) stellte bei *Tinnunculus* nur Mesenchymverdichtungen fest. Es zeigt sich aber, daß die cranialen Rippen den gleichnamigen Gebilden des übrigen Körpers in der frühen Histogenese gleichen. Die Anzahl der Hypoglossuswurzeln stimmt mit jener der Occipitalbögen überein. Chiarugi (1889) nach Gaupp (1906) konnte bei jungen Gallusembryonen zu den drei hintersten Occipitalmyotomen je eine ventrale und eine dorsale Hypoglossuswurzel feststellen.

Gallus besitzt caudal der Pars cochlearis in der rechten Schädelbasis ein Foramen. Lückenbildungen im oticalen Teil der Basis wurden bereits von Weiss (1901) bei Embryonen der Ratte, von Fischer (1903) bei *Semnopithecus* und von Froriep (1882) bei *Homo* festgestellt. Sie erinnern an die Fenestra basiscranialis posterior der Reptilien.

Glossopharyngicus und Vagus verlassen caudal der Pars cochlearis das Cavum cranii. Bei *Melopsittacus* und *Columba* finden wir ein gemeinsames Wurzelganglion. Ein Teil der Glossopharyngicusfasern zieht gemeinsam mit dem Vagus durch das Foramen lacerum posterius, Gadow (1891). Der andere Teil des Glossopharyngicus läuft bei *Melopsittacus* durch ein eigenes Foramen jugulare, rostral des Foramen lacerum posterius zum Ganglion petrosum, welches dem obersten Sympathicus-Ganglion anliegt (Suschkina 1905). In diesem Bereich erreichen Vagusfasern das Ganglion petrosum. Bei *Columba* läuft der zweite Anteil des Glossopharyngicus auch durch das Foramen lacerum posterius, aber deutlich getrennt. Bei Gallus hingegen finden wir ein Ganglion jugulare (Cords 1904) bzw. superius (Haller 1934) des Glossopharyngicus und ein Ganglion radialis vagi. Beide Nerven verlassen getrennt nebeneinander das Cavum cranii durch das Foramen lacerum posterius. Die Pars utricularis zeigt prochondralen Charakter. Die einzelnen Kanäle sind deutlich erkennbar. Die Ganglien des Acusticus und Facialis liegen im Meatus auditorius internus. Der Facialis zieht durch die Fissura prootica zum Ganglion geniculi. Der Acusticus besitzt in diesem Stadium bereits einen Ramus anterior und posterior.

Lateroventral der Pars utricularis liegt ein schmaler Balken prochondralen Gewebes, die Cartilago metotica (Sonies 1907), Suschkina (1905) Occipitalflügel. De Beer (1934) sieht dieses Element als ein Verschmelzungsprodukt cranialer Rippen an, welches dem Processus subcapsularis im Krokodilschädel gleichzusetzen wäre.

An der Columella lassen sich in diesem Stadium nur Stapes und Proc. infracolumellaris unterscheiden. Der Stapes ist von der Ohrkapselwand sehr undeutlich abzugrenzen, er entsteht in Verbindung mit dieser (Smith 1904, bei Gallus, Suschkina 1905 bei *Tinnunculus*). Der Proc. infracolumellaris reicht nur bei Gallus an das Zungenskelett (Zungenbeinbogen bzw. Epibranchiale) heran, zeigt aber keine Verbindung zu diesem. Die

ventrale Spitze des Processus liegt dorsal des Zungenbeinbogens, ist aber deutlich durch Bindegewebe getrennt.

Die Ethmoidalregion besitzt ein Septum nasi. Skelettelemente der Nasenmuscheln sind noch nicht vorhanden. Bei *Gallus* und *Columba* hat sich das Riechgrübchen zu einem Kanal erweitert, dessen blindes Ende das Riechepithel trägt. Die Apertura nasalis externa liegt jetzt nicht mehr ventral sondern rostroventral bzw. rostral (bei *Melopsittacus*). Letztgenannte Art läßt bereits eine Concha vestibuli, ein Maxilloturbinale, die Region des Riechhügels sowie den Ductus nasopharyngicus erkennen. Der Tractus olfactorius verläuft von rostradorsal nach caudoventral entgegengesetzt seinem späteren Verlauf, der durch die Hebung des prachypophysaeren Hirnabschnittes bedingt ist (vgl. Weidenreich 1924, Barnikol 1951, Lang 1952).

Die rostrale Copula und die beiden Zungenbeinhörner (*Ceratobranchialia* und *Epibranchialia* Suschkin 1905, Tonkoff 1900) verkörpern das Zungenskelett. Das Quadratum besitzt einen deutlich ausgeprägten Proc. orbitalis, sein Proc. oticus ist kaum erkennbar. Lateral ist das Quadratum weder von der Ohrkapsel noch von der Cartilago Meckeli eindeutig abzugrenzen. Die pro-chondralen Gewebe der einzelnen Elemente gehen ineinander über.

Stadium C. Untersuchte Embryonen:

Melopsittacus undulatus: Kopflänge 4,8,
5,0 und 5,5 mm.

Das Septum interorbitale ist wesentlich größer geworden. Sein caudaler Anteil ist stark verbreitert und geht in die Seitenwände der Hypophysengrube über. Rostral setzt an der ventralen Grenze des Septum das Planum antorbitale an. Seine lateralen Enden umgreifen die Region des Riechhügels. Medial liegt das Planum dem Septum eng an, letzteres zeigt an dieser Stelle eine höckerartige Vorwölbung. Dorsal liegen dem Septum die beiden vorderen Orbitosphenoide (Gaupp 1906, Suschkin 1905) auf (Abb. 9), sie entsprechen de Beers (1934) „preotic roots of orbital cartilage“, sowie Sonies (1905) Lamina orbitonasalis. Sie bilden miteinander einen spitzen Winkel und schließen in diesen den rostro-dorsalen Rand des Septum interorbitale sowie das äußerst breite Nasenseptum dieser Region ein. Caudal verschmelzen die vorderen Orbitosphenoide mit den hinteren gleich-

namigen Elementen, beide gemeinsam werden auch als Supra-septalplatten (Suschkina 1905) bezeichnet. Sie umgreifen von medial den dorsalen Anteil des Augenebulbus. Ventral sind sie untereinander und mit dem oberen Rand des Septum interorbitale verschmolzen. Dorsal sind sie getrennt und enden medial knapp vor der Pila antotica, lateral grenzen sie an die Pila antotica spuria.

Das Septum nasi ist im Bereich der vorderen Nasenmuscheln sehr schmal und besitzt keine Fenestra septi nasi. In der Region des Riechhügels aber verbreitert es sich zu einer dreieckigen Säule, lateral grenzt sie an das Planum antorbitale bzw. an die vorderen Orbitosphenoiden, die sich teilweise zwischen Septum nasi und Planum antorbitale schieben. Rostral steht das Septum mit der prochondralen Anlage der Cartilago parietotectalis und paranasalis in Verbindung.

Der Tractus olfactorius verläuft aus dem Gehirn kommend innerhalb der beiden vorderen Orbitosphenoiden, also medial der beiden Orbitae, ein Stück nach ventral, wird dann rostral und caudal von den Sphenoiden begrenzt. Sie bilden die Fissura orbitonasalis (de Beer 1934). Die Nervenfasern biegen dann etwas nach lateral und kommen somit für eine kurze Strecke in die Orbita, werden dann aber caudal durch das Planum antorbitale von dieser getrennt. Medial begrenzt die Fissura orbitonasalis das dorsale Nasenseptum, rostral die Cartilago parietotectalis. Die Nasenmuscheln selbst haben sich nicht vergrößert.

Der Acrochordalknorpel läßt Reduktionserscheinungen erkennen. Die Kerne verlieren ihre ovoide oder bohnenförmige Gestalt, werden flach und spindelförmig. In der Grundsubstanz treten kollagene Fasern auf.

Der Oculomotorius verläuft wie bei *Melopsittacus* in Stadium B. Dorsolateral dieses Nerven liegt der Trochlearis frei im Bindegewebe. Ventral von letzterem verläßt der Ramus profundus des Trigeminus das Cavum cranii. Er wird durch das Laterosphenoid von der Incisura prootica getrennt. Medial der beiden vorgenannten Nerven zieht der Abducens durch ein eigenes Foramen an der Grenze von Acrochordalknorpel und Laterosphenoid (siehe auch Passer, Abb. 17).

Die Pila antotica spuria (de Beer 1934) setzt an der Pila antotica an. Lateral geht diese Knorpelplatte ohne Grenze in Mesenchym über. In diesem Stadium besteht keine Verbindung mit

der Ohrkapsel. Suschkin (1905) bezeichnet diese Knorpelspange Alisphenoid, Versluys (1934) schlug den Namen Laterosphenoid vor, da das Alisphenoid der Sauropsiden dem gleichnamigen Element der Säuger nicht homolog ist (siehe auch Gaupp 1902, Allis 1916 — nach de Beer 1937).

Utriculus und Sacculus stehen miteinander in Verbindung. Die Pars canalicularis besitzt eine prochondrale Skelettanlage. Caudal des Meatus auditorius internus mündet der Ductus endolymphaticus.

Extracolumella und Stapes verkörpern die Columella auris. Der Stapes verschließt die Fenestra ovalis, ist aber noch nicht von der Ohrkapselwand getrennt. Eine Grenze zwischen den beiden Columellaanteilen (siehe auch Versluys 1904, Lacertilia) ist nicht feststellbar. Diese Verbindung bleibt bis zum Auftreten der ersten Deckknochen erhalten. An der Extracolumella, jenem Knorpelstab, der den Stapes lateral fortsetzt, sind vier Fortsätze zu beobachten (Abb. 6), ein Proc. infracolumellaris, ein Proc. extracolumellaris, ein Proc. supracolumellaris sowie mediocolumellaris.

Der Proc. infracolumellaris setzt proximal an der Extracolumella an und zieht nach ventral. Er endet (siehe auch Osteocranium) caudal des Basitemporale (Abb. 6). Suschkin (1910) sieht in diesem Processus ein Verschmelzungsprodukt zweier, der Herkunft nach verschiedener Anteile. Der distale, ventral des Trommelfells gelegene, sei ursprünglich das Hyoideum, der Autor bezeichnet es als Stylohyale, betont aber, daß dieses Element dem Stylohyale der Fische nicht gleichzusetzen wäre.

Der Proc. infracolumellaris ist auch nicht mit dem Proc. internus der Lacertilia zu vergleichen, da jener aus Teilen des ursprünglichen Zungenbeinbogens hervorgeht, nach Versluys (1898) wächst der Proc. internus sekundär aus der Columellanlage aus. Der Proc. infracolumellaris bzw. infrastapedialis der Aves erinnert laut Versluys (1904) an die Verhältnisse bei Sphenodon und Crocodilia. Der Autor berichtet (1904, S. 172): „Der Knorpelstrang (Proc. infracolumellaris) muß als sehr wahrscheinlich als dem Zungenbeinbogen der Lacertilia, des Sphenodon und der Crocodilierembryonen homolog betrachtet werden. Diese Homologisierung ist vor allem auch wichtig, weil dann bei Vögeln der Zungenbeinbogen zeitlebens in knorpeligem Zusammenhang mit der Columella auris bleibt, wie bei Sphenodon.“ Die letzte Annahme trifft nach meinen Untersuchungen

weder bei *Gallus* und *Melopsittacus* noch bei *Columba* zu. Das ventrale Ende des Proc. infracolumellaris liegt dorso-rostral, deutlich getrennt, vom caudalen Anteil des Zungenbeinbogens. Der zweite, proximale Anteil des Proc. infracolumellaris sei ebenso wie der Proc. extracolumellaris supra- und medio-columellaris ein Derivat des dorsalen Hyomandibulare. Bei *Melopsittacus* ist eine Zweiteilung des Proc. infracolumellaris schwach angedeutet. Ob diese Gliederung jener des Proc. infracolumellaris Suschkins (1910) entspricht, läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen, ist aber anzunehmen.

Der Proc. supracolumellaris liegt dorsal des Proc. infracolumellaris. Versluys (1929) setzt ihn dem Proc. dorsalis der Lacertilia homolog, Stellbogen (1930) dem Epihyale der Crocodilia.

Die Cartilago metotica steht mit dem caudoventralen Anteil der Pars cochlearis in Verbindung und schiebt sich lateral unter die Ohrkapsel. Ein Tectum synoticum ist nicht vorhanden.

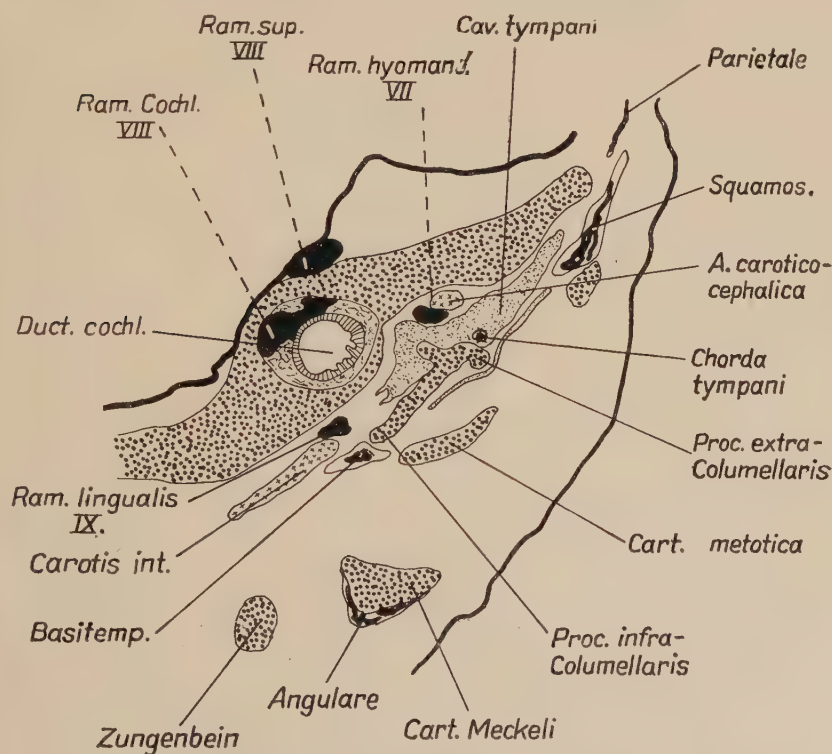


Abb. 6. *Melopsittacus undulatus*: Querschnitt durch die Ohrregion mit Columella auris, Kopflänge 8 mm, Zenker, Mallory, 16 μ quer, Vergrößerung 30fach

Die Anlagen der cranialen Rippen sind vollständig rückgebildet, in der occipitalen Basalplatte sind nur mehr vier Wirbelrudimente zu erkennen. Der Austritt von Glossopharyngicus und Vagus hat sich nicht geändert. Ihre beiden Foramina sind durch eine breite Knorpelspange voneinander getrennt. Drei Wurzeln sind für den Hypoglossus dieses Stadiums kennzeichnend. Die vorderste verläßt caudal und medial der Fissura metotica das Cavum cranii, knapp dahinter tritt die zweite Wurzel aus und etwas weiter caudal und medial die dritte Wurzel.

Nach van der Horst (1934) ist die Bezeichnung „Hypoglossuswurzeln“ für diese Nervenbündel nicht ganz richtig, da sie erstens auch Fasern zu anderen Muskeln als denjenigen der Zunge senden können und zweitens sind manchmal auch die beiden ersten Spinalnerven am Aufbau des Hypoglossus beteiligt. Die Fasern der hintersten Wurzel bauen nach van der Horst (1934) einen Ramus dorsalis und einen Ramus lateralis auf.

Das Quadratum liegt mit seinem Proc. oticus dorsal der Fenestra vestibuli der Ohrkapsel an. Eine deutliche Abgrenzung der beiden Elemente voneinander ist nicht durchzuführen. Der Proc. oticus besitzt ventral der Anschlußstelle an die Ohrkapsel einen kleinen medial gerichteten Fortsatz. Er erinnert an ein zwischen Ohrkapsel und Quadratum bzw. Proc. oticus eingeschaltetes unabhängiges Knorpelstück wie es auch von Gaupp (1906) an Tonkoffs Modell festgestellt wurde. Allerdings zeigt dieses Knorpelstück bei Gallus in ontogenetisch frühen Stadien einen Zusammenhang mit der Ohrkapsel, der bei Melopsittacus im vorliegenden Stadium nicht festgestellt werden kann. Offenbar handelt es sich bei Gallus und Melopsittacus um das gleiche Knorpelstück (Abb. 7). Der Lage nach erinnert es an das Intercalare der Lacertilia, ob hier eine Homologie vorliegt, kann nicht entschieden werden, da die hierzu nötigen Frontalschnittserien fehlen. Der Proc. orbitalis quadrati liegt ventrolateral des Proc. infrapolaris. Basal grenzt das Quadratum an das Pterygoid, ein Gelenkspalt fehlt. Das Perichondrium des Quadratum ist durch Bindegewebe und Osteoblasten von den Knochenbälkchen des Deckknochens getrennt. Lateral liegt dem Quadratum in gleicher Weise das Quadratojugale an. Die genannten Knochen bestehen in diesem Stadium aus wenigen zarten Knochenspannen.

Die beiden rostralen Enden der Meckelschen Knorpel sind nur durch eine dünne Lage Bindegewebe voneinander getrennt. Vom

Zungenskelett hat sich die Copula vergrößert, sie entspricht der ersten und zweiten Copula bei Gallus. Rostral der Ansatzstelle der Zungenbeinhörner (Cerato- und Epibranchiale Gaupp 1906

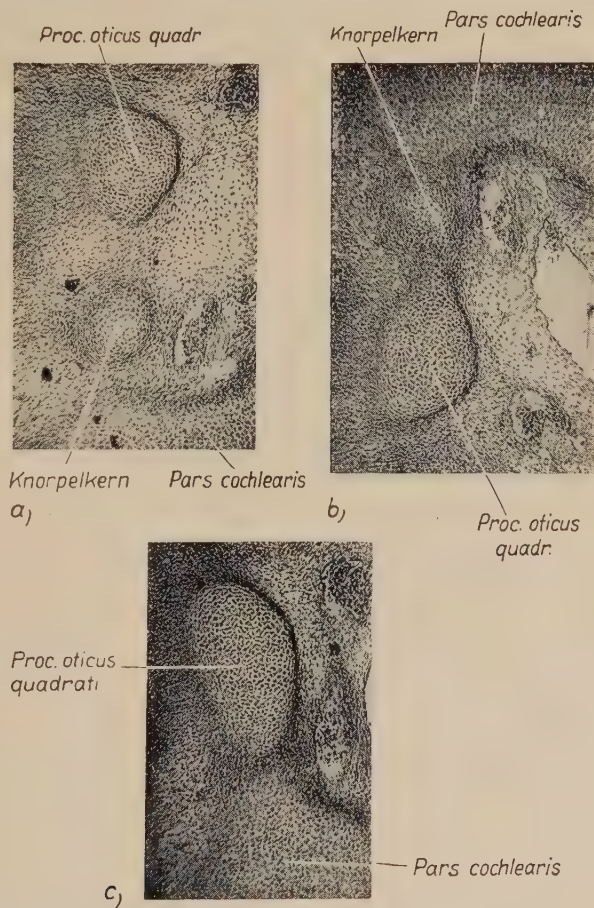


Abb. 7¹⁾. *Melopsittacus undulatus*: Horizontalschnitte in verschiedener Höhe durch den Processus oticus quadrati mit dazwischen geschaltetem Knorpelkern, a—c = von ventral nach dorsal aufsteigend, Kopflänge 4,8 mm, Formol-Alkohol, Mallory, 16 μ , Vergrößerung 80fach, Mikrophoto, Photoocular 7fach, Objektiv 3fach

und de Beer 1934) zeigt die Copula lateral zwei kleine Höcker. Vor der Copula liegen die Knorpelkerne der Paraglossalia, sie stehen miteinander durch Bindegewebszüge in Verbindung. De Beer (1934) konnte bei *Anas* ebenfalls zwei solche Knorpel-

¹⁾ Irrtümlicherweise ist Abbildung 7b seitenverkehrt und auf den Kopf gestellt.

kerne, die Ceratohyalia, feststellen. In späteren Stadien verschmelzen sie aber und bilden die Cartilago entoglossa.

Im Unterkiefer treten die ersten Deckknochen auf. Das Dentale liegt ventrolateral dem rostralen Drittel der Cartilago Meckeli an. Sein Fortsatz liegt lateral des Angulare. Im caudalen Unterkiefer erscheint das Supraangulare dorsolateral des Knorpels. Das Pterygoid liegt dem Proc. pterygoideus quadrati medial an, ist aber von diesem wie vom Palatinum deutlich getrennt. An letztgenanntem Knochen erkennt man bereits den Proc. prae-

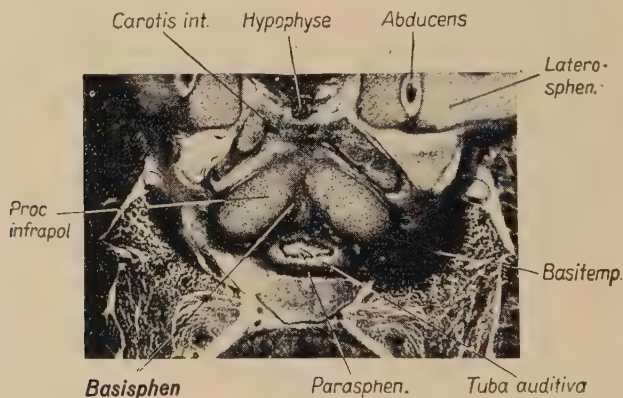


Abb. 8. *Melopsittacus undulatus*: Querschnitt durch die Region der Hypophysengrube, Anlage des Basisphenoid, des Parasphenoid und des Basitemporale, Kopflänge 8 mm, Zenker, Mallory, 16 μ , Mikrophoto, Leitz-Ortholux, Objektiv 1b, Photococular 6fach.

maxillaris, er endet ventral der Nasenkapsel frei im Bindegewebe. Das Maxillare entsteht als kleiner rundlicher Knochenkern, sein erster Fortsatz ist der Proc. jugalis. Vor der Cartilago praenasalis erscheint die Ossifikation des Praemaxillare mit Proc. frontalis. Oberhalb des Nasendaches liegen die Knochennadeln des Nasale. Selbst das Praefrontale tritt bereits in diesem Stadium lateroventral des Proc. maxillaris nasi auf.

Das Squamosum stellt die einzige Ossifikation der Ohrregion dar. Sein rostraler Anteil, der spätere Proc. zygomaticus, findet sich vor der Gelenkstelle zwischen Quadratum und Pars otica.

III. Osteocranium

Stadium A. Untersuchte Embryonen:

Melopsittacus undulatus: Kopflänge
0,8 mm.

Gallus gallus: Kopflänge 12,0, 12,5, 12,8 mm.
Columba livia domestica: Kopflänge
 8,5 mm.

Innerhalb der Schädelbasis treten sowohl prae- als auch post-sellaer die ersten Knochenelemente auf. Das Rostrum parasphenoidale, ein Dermalknochen liegt ventral des Septum interorbitale. Rostral reicht es bis in die Region des Planum antorbitale, caudal endet es vor der Hypophysengrube. Seine Form entspricht einer Knochennadel, die an ihrem hinteren Ende etwas abgeplattet ist. Es zeigt keinen Zusammenhang mit dem Septum und entsteht vollkommen unabhängig von diesem (Abb. 9). (Siehe Ergebnisse bei Kesteven 1940).

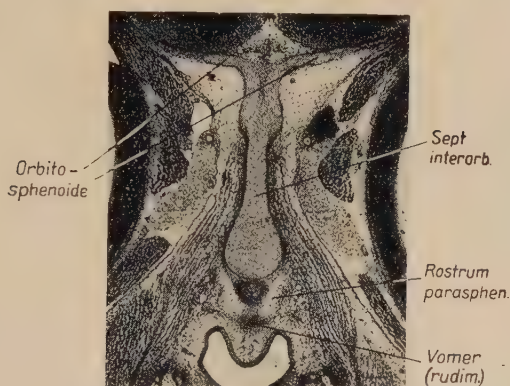


Abb. 9. *Melopsittacus undulatus*: Lagebeziehung des Rostrum parasphenoidale zum Septum interorbitale, Kopflänge 7 mm, Zenker, Mallory, 14 μ , quer Mikrophoto, Objektiv 1, Ocular 7fach, Vergrößerung 60fach

Das Basitemporale, ebenfalls ein Deckknochen, wird unpaar angelegt. Rechte und linke Anlage verschmelzen rostral sehr bald miteinander (Abb. 8). Caudal sind sie voneinander getrennt und enden vor und lateral des Recessus scalae tympani. Als zwei schmale Platten schützen sie die Tuba auditiva von ventral.

Bei *Gallus* und *Columba* sieht man ventral des Proc. infrapolaris bzw. basitrabecularis dorsal der Tuba auditiva das Basisphenoid (Abb. 8), es ist eine paarige autochthone Ossifikation. Sie verschmilzt in späteren Stadien rostral mit dem Parasphenoid, lateral und medial mit dem Basitemporale, welches in diesem Stadium bei *Gallus* und *Columba* noch nicht ausgebildet ist.

Die Fenestra basicranialis ist bei *Melopsittacus* vollkommen geschlossen, bei *Gallus* und *Columba* aber noch sehr deutlich ausgeprägt. Die dorsale Fläche der Chorda dorsalis ist nur von Bindegewebe umgeben, die ventrale Fläche ist in die Basalplatte eingesenkt. Das vordere Chordaende reicht über den teilweise schon sehr stark reduzierten Acrochordalknorpel hinaus. Dorsal des Proc. infrapolaris tritt ein weiteres Knorpelzentrum, die Supratrabecula auf. Sie verschmilzt mit dem Septum, bei *Melopsittacus* und *Columba* auch mit der Pila

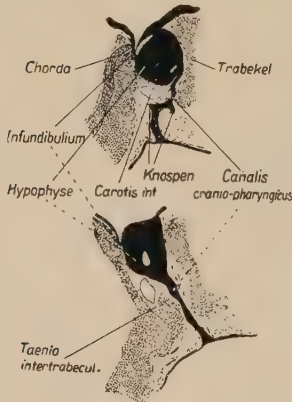


Abb. 10 a

Abb. 10a. *Gallus gallus*: Canalis cranio-pharyngicus, Kopflänge 12 mm, Zenker, Hämalaun-Eosin, 20 μ sagittal, Vergrößerung 22fach

Abb. 10 b

Abb. 10b. *Columba livia domestica*: Canalis cranio-pharyngicus, Kopflänge 7 mm, Zenker, Azan, 20 μ sagittal, Vergrößerung 20fach

antotica. Letztere wurde bei *Gallus* bereits vollständig rückgebildet.

Ein Canalis cranio-pharyngicus verbindet bei *Gallus* und *Columba* die Adenohypophyse mit dem Munddach. Seine Zellen gleichen in ihrem Aussehen jenen der Adenohypophyse dieses Entwicklungsstadiums. Der Kanal kommt vom rostralen Abschnitt der Pars anterior, zieht nach caudal, biegt unterhalb der Pars intermedia um und läuft bei *Columba* gerade nach ventral, bei *Gallus* hingegen biegt er vor seiner Mündung nach rostral. Bei der letztgenannten Art beobachtet man im dorsalen Abschnitt des Kanals eine Knospenbildung, die vielleicht als Anlage einer Rachendachhypophyse zu deuten wäre (Abb. 10).

Ein Basipterygoidgelenk tritt bei *Gallus* und *Columba* auf, fehlt aber bei *Melopsittacus*. Bei *Gallus* und *Columba* wird dieses Gelenk vom Proc. pterygoideus basisphenoidei (Basisphenoid) und dem Pterygoid gebildet. Der Proc. pterygoideus basisphenoidei liegt lateroventral des Proc. infrapolaris. Das Periost des Pterygoid und das Perichondrium des Processus pterygoidei basis-

phenoidei grenzen aneinander, medial davon zieht der Ramus pterygopalatinus nervi facialis zwischen den genannten Elementen nach rostral. Bei *Gallus* hingegen findet man zwischen Basisphenoid und Pterygoid einen linsenförmigen Mesenchymstreifen (Abb. 11), der sich mit Azan (Heidenhain) leicht blau färbt und große, blasige Kerne aufweist. Er entspricht einem Meniscus (vergl. Edgeworth 1931, Abb. 20 a, Meniscus bei *Sphenodon*) und wurde bereits von W. K. Parker (1863), Hofer (1949) und Kesteven (1942, Abb. 17) beschrieben. Weitere Angaben über das Vorkommen eines Meniscus im Basispterygoidgelenk stammen von Versluys (1898), Gaupp (1906) bei *Lacertilia*, nach mündlicher Mitteilung von Hofer finden wir einen Meniscus auch bei Agamen. (Siehe Diskussion S. 380.)

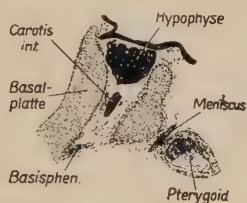


Abb. 11. *Gallus gallus*: Meniscus des Basispterygoidgelenkes, Kopflänge 12 mm, Zenker, Azan, 20μ sagittal, Vergrößerung 12fach

In der Nasenregion tritt das Knorpelskelett der einzelnen Muscheln auf. Ventral der Vorhofmuschel bzw. Praeconcha (Abb. 12) bildet die Cartilago paranasalis einen knorpeligen Nasenboden, er besteht aus zwei plattenförmigen Lamellen, die medial bis zur halben Höhe des Septum nasi reichen, lateral gehen sie in die Nasenwand (Cartilago paranasalis, de Beer 1934) über, caudal bilden sie die Zona anularis (Abb. 13). Die Vorhofsmuschel wird lateral von der Cartilago paranasalis, dorsal von der Cartilago parietotectalis begrenzt. Letztere umschließt medial das Cavum suprasedale (Abb. 12), in welchem die Processus frontales der Praemaxillaria sowie die entsprechenden Fortsätze der Nasalia verlaufen. Im Bereich des Maxilloturbinale (mittlere Muschel) geht das Cavum in den Sulcus suprasedale über (Abb. 13). Eine vertikalgestellte Knorpellamelle trennt Vorhofsmuschel und Maxilloturbinale.

Die zweite Muschel des Maxilloturbinale liegt medial des hinteren Abschnittes der Vorhofsmuschel. Sie besitzt ein von der Cartilago parietotectalis gebildetes T-förmiges Skelett, dessen Querbalken (Abb. 13) ventral liegt und dessen Längsbalken sowohl mit der Cartilago paranasalis als auch mit dem Nasendach

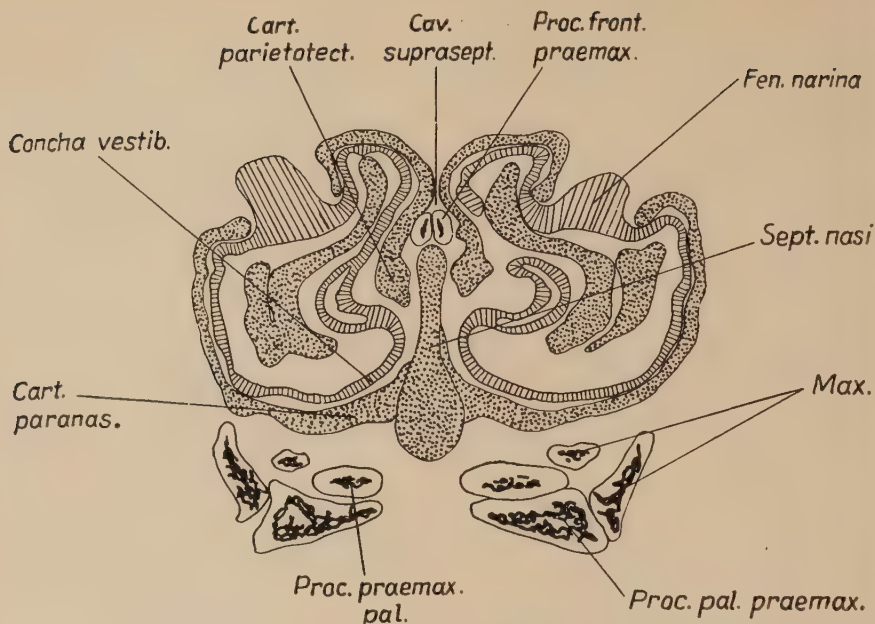


Abb. 12. *Melopsittacus undulatus*: Vorhofsmuschel (Concha vestibuli), Kopflänge 8 mm, Zenker, Mallory, 16 μ quer, Vergrößerung 30fach

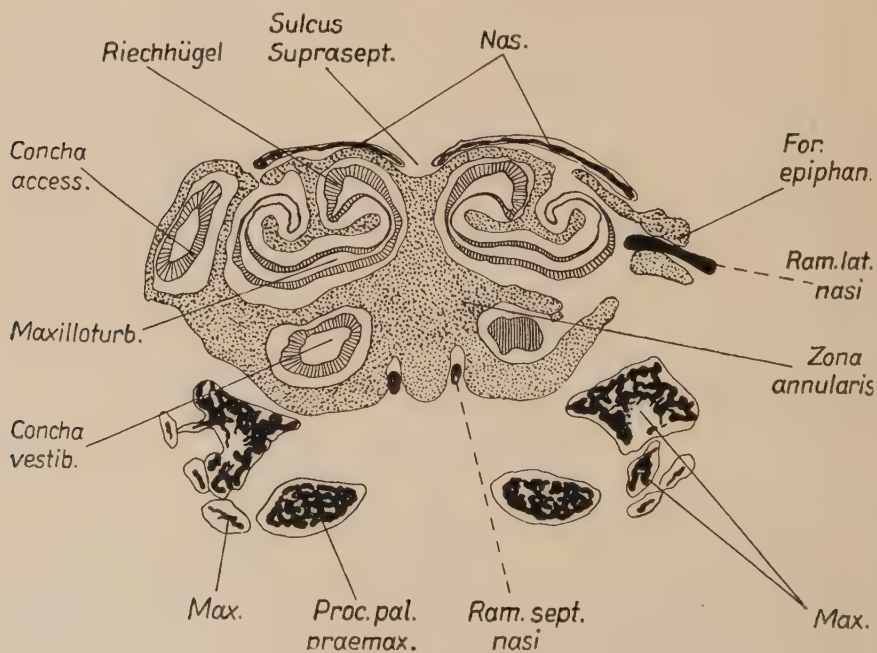


Abb. 13. *Melopsittacus undulatus*: Zona annularis, Concha accessoria und Foramen epiphanyale, Kopflänge 8 mm, Zenker, Mallory, 16 μ quer, Vergrößerung 35fach

(Cart. parietotectalis) in Verbindung steht. Rostral erscheint das Maxilloturbinale medial der Praeconcha, caudal kommt es oberhalb der ersten Muschel zu liegen. Hinter der Fenestra septi nasi vergrößert sich die mediale Falte des Maxilloturbinale (Abb. 13) nach dorsal und lateral zum Riechhügel. Er entspricht der Concha nasalis de Beers (1934). Ein eigenes Skelett fehlt. Caudal steht der Riechhügel mit dem Sinus antorbitalis in Verbindung (Abb. 15).

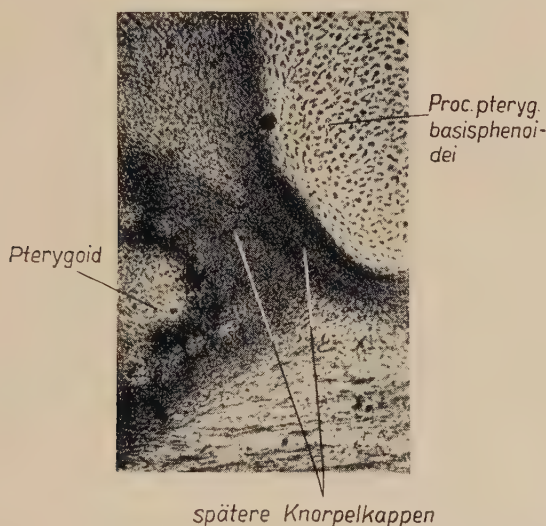


Abb. 14. *Gallus gallus*: Entstehung der Knorpelkappen des Basispterygoidgelenkes, Kopflänge 13 mm, Zenker, Azan, 20 μ sagittal, Mikrophoto, Photoocular 7fach, Objektiv 3fach, Vergrößerung 805fach

Im hinteren Abschnitt der Nasenkapsel biegt die Cartilago parietotectalis nach ventral und geht in das Planum antorbitale über. Dadurch verschiebt sich auch die Ansatzstelle des Skelettes der zweiten Muschel von dorsal nach lateral. Das Planum antorbitale grenzt die Nasenkapsel gegen die Orbita ab, gleichzeitig überdacht es den Sinus orbitalis. Lateral reicht es bis zum Lacrimale.

Da von *Gallus* und *Columba* nur Sagittalschnittserien vorliegen, möchte ich auf die nähere Beschreibung der Nasenkapsel dieser Arten nicht eingehen.

Der Tractus olfactorius zieht durch die Fissura sphenethmoidalis (gebildet von den vorderen Orbitosphenoiden, der Eth-

moidalplatte und dem Planum antorbitale) zur Nasenkapsel. Oberhalb dieser befindet er sich in einem vollkommen geschlossenen Knorpelkanal, knapp nach dem Austritt aus dem Gehirn liegt er frei, wird aber durch die Orbitosphenoiden von der Orbita getrennt. Die Ethmoidalplatte besitzt an ihrem dorsalen Rand einen höckerartigen Fortsatz, der sich zwischen die beiden Orbitosphenoiden schiebt.

Der Ramus profundus V teilt sich in der Region des Planum antorbitale in den Ramus lateralis und Ramus medialis nasi bzw.

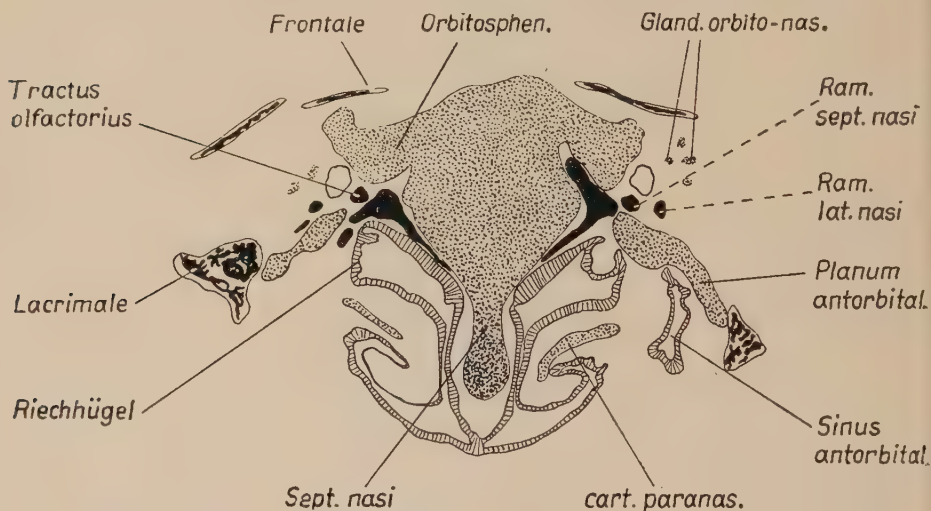


Abb. 15. *Melopsittacus undulatus*: Querschnitt durch die Region des Riechhügels, Kopflänge 7,6 mm, Zenker, Mallory, 14 μ , Vergrößerung 30fach

Nervus septi nasi (vergl. Haller 1934), letztgenannter Ast tritt durch die Fissura sphenenthmoidalis in die Nasenkapsel (Abb. 15).

Bei *Gallus* und *Columba* liegt der Tractus olfactorius dorsal in einem Kanal (gebildet von Proc. tectalis-dorsaler Fortsatz der Ethmoidalplatte, Septum interorbitale und von den vorderen Orbitosphenoiden), zieht dann aber frei durch die Orbita (vergl. de Beer 1934) zur Nasenkapsel.

Das Pterygoid läuft vom Proc. pterygoideus quadrati nach rostral und liegt unterhalb des Rostrum parasphenoidei dem Palatinum auf. Sein vorderes, dorsales Ende zeigt einen rostral gerichteten Fortsatz. Das Pterygoid von *Gallus* und *Columba* ist eher transversal als longitudinal in den Schädel eingebaut. Es bildet ein Gelenk mit dem Proc. pterygoideus basisphenoidei,

aber nicht mit dem Rostrum parasphenoidei wie dies in späteren Stadien der Fall ist (Erdmann 1940, Hofer 1949). Es ist dies ein Beweis für die Natur des Gelenkes als echtes Basipterygoidgelenk.

Das Palatinum liegt nur bei *Gallus* mit seinem mittleren Abschnitt dem Rostrum an, bei den beiden anderen Arten ist es wesentlich weiter ventral zu beobachten. Caudal verbreitert es sich bei *Gallus*, wird aber rostral sehr schlank. Das Palatinum von *Melopsittacus* besteht aus einem birnenförmigen Körper, der dem Pterygoid anliegt und aus einem median gerichteten Fortsatz (Abb. 20 b). Dieser ist am Aufbau des Gaumendaches beteiligt. Der rostrale Abschnitt des Palatinum liegt dem Proc. palatinus praemaxillaris medial an.

Eine Oberkiefersymphyse fehlt. Das Maxillare wird durch das Praemaxillare von der Bildung des Oberkieferrandes ausgeschlossen.

Der Jochbogen ist durch das Auftreten des Jugale vollständig entwickelt, die Knochenspange liegt rostral dem Maxillare, caudal dem Quadratojugale an, sie zieht dabei von rostrodorsal nach caudolateral. Das Quadratum zeigt starke perichondrale Ossifikation am Proc. orbitalis und oticus.

Nasale und Proc. frontalis der Praemaxillaria bilden das knöcherne Nasendach. Caudal der Concha vestibuli besitzt das Nasale einen Proc. maxillaris, der lateral der Nasenkapsel fast bis zum Maxillarkörper heranreicht. Ein Proc. frontalis ist in diesem Stadium nur bei *Gallus* vorhanden. Die beiden Nasalia sind median nicht verschmolzen (im Gegensatz zu *Struthio*).

Knapp hinter dem Nasale liegt rostro-lateral der Augen das Praefrontale und mit diesem verschmolzen ein lamellenartiges Lacrimale. Es umfaßt den vorderen ventralen Bulbusrand und steht mit dem Planum antorbitale in Verbindung. Suschkin (1899) sieht in dem Lacrimale den absteigenden Ast des Praefrontale (vergl. Schinz und Zangerl 1937, Erdmann 1940). Marinelli (1936) betrachtet das Ossifikationszentrum bereits als verschmolzene Anlage von Praefrontale und Lacrimale.

Die erste Anlage des Frontale läßt sich vom vorderen Orbitalabschnitt bis in die Querschnittsregion der Hypophyse verfolgen und entspricht dem eigentlichen Frontale Erdmanns (1940). Der caudale Abschnitt des vollkommen entwickelten Frontale,

Erdmanns (1940) Postfrontale, stellt ein eigenes Ossifikationszentrum dar (siehe auch Gaupp 1906). Es ist in diesem Stadium noch nicht ausgebildet.

Die Knochenplatte des Squamosums tritt an der lateralen Ohrkapselwand auf, überdacht rostral des Quadrato-oticalgelenkes den Proc. oticus quadrati und bildet lateral von diesem den Proc. zygomaticus.

Das Foramen perilymphaticum, ein im Querschnitt dreieckiger Raum, wird von der medialen und lateralen (Promonturium) Wand der Pars cochlearis und vom lateralen Anteil der Basalplatte begrenzt (Definition nach Frick, 1952). Es ist vollkommen von Bindegewebe ausgefüllt. Eine Membrana tympani secundaria, die eine Verbindung zwischen medialer Ohrkapselwand und Promonturium einerseits und medialer Ohrkapselwand und lateralem Anteil der Basalplatte andererseits herstellt, fehlt in diesem Stadium.

Charakteristisch ist das Verhalten von Glossopharyngicus und Vagus in dieser Region. Ersterer zieht durch die Apertura medialis recessus scalae tympani in den ventralen Raum des Foramen perilymphaticum (Abb. 16), liegt dort dorsal der Basalplatte und läuft durch die Apertura lateralis recessus scalae tympani nach ventral (Abb. 16). Laut de Beer (1937) verläßt der Glossopharyngicus das Cavum cranii ventral der Pars cochlearis ohne diese zu durchqueren, Ausnahmen seien bei Teleostomi, Dipnoi und Selachia, bei Reptilien (Eumeces, Chelonia) und wie sich aus meinen Untersuchungen ergibt auch bei Aves zu finden.

Das laterale Ende der Basalplatte, welches den Boden des Recessus scalae tympani bildet, besitzt einen Fortsatz, der caudal des Ramus hyomandibularis zur Cartilago metotica zieht und mit ihr verschmilzt. Er ist nicht mit dem Proc. recessus der Mammalia zu homologisieren, erinnert aber an die Lamina hypotica der Selachia (de Beer 1937). Daher entspricht die Fenestra rotunda der Mammalia (zwischen Proc. recessus, welcher vom freien Rand der Schnecke entspringt, und Promonturium) nicht der bisher gleichnamigen Öffnung des Vogelschädels (zwischen Promonturium und dem vorgenannten Processus der Basalplatte). De Beer schlug für sie den Namen Fenestra pseudorotunda vor. Der Autor sieht den genannten Fortsatz (Boden des Recessus scalae tympani) nicht als ein Derivat der Basalplatte sondern der

Cartilago metotica an. Letzteres ist weder bei *Passer* noch bei *Melopsittacus* der Fall.

Im Bereich der *Fenestra utriculo-saccularis* verschmilzt durch das Promonturium die *Pars cochlearis* mit der *Cartilago metotica*. Caudal der *Pars canalicularis* liegt das *Tectum synoticum*, es steht mit der knorpeligen Ohrkapsel in Verbindung.

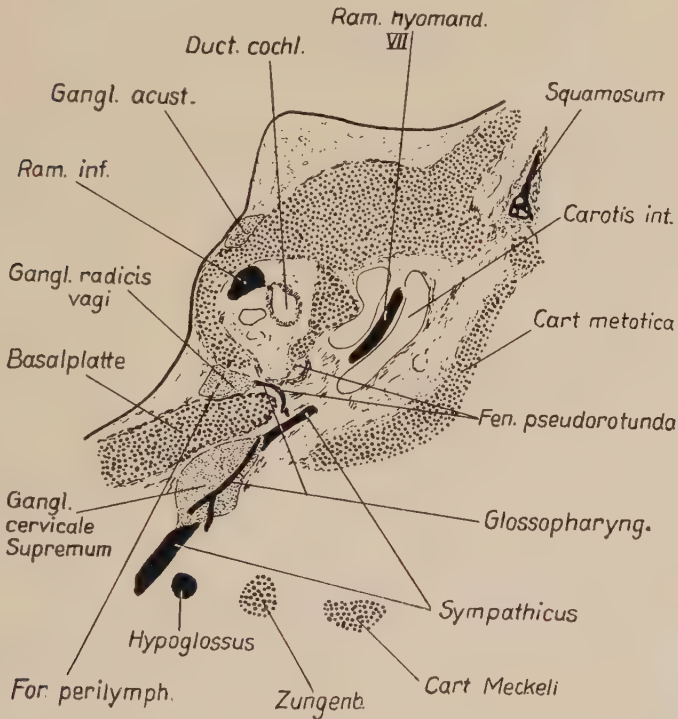


Abb. 16. *Melopsittacus undulatus*: Querschnitt durch die Ohrregion in der Höhe von Foramen perilymphaticum und *Fenestra pseudorotunda*, Kopflänge 8 mm, Zenker, Mallory, 16 μ , Vergrößerung 30fach

Im Zungenskelett sind die beiden *Paraglossalia* weiter nach caudal gewachsen, ihre vorderen und hinteren Enden sind durch die *Copula* getrennt. Dichtes Bindegewebe verbindet die medianen Abschnitte. Am *Ceratobranchiale* (Zungenbeinbogen) zeigt sich perichondrale Ossifikation. Zwischen dem Dentale beider Unterkieferäste tritt im Bereich der späteren Symphyse ein Streifen verdichteten Bindegewebes, die Anlage der bereits von Kallius (1905, 1906) beschriebenen *Cartilago intermeckeli* auf. Das Dentale besitzt drei caudal gerichtete Fortsätze. Die beiden dor-

salen schließen den rostralen Fortsatz des Supraangulare ein, der ventrale reicht bis zum Angulare und liegt diesem lateral an.
 Stadium B. Untersuchte Embryonen:

Melopsittacus undulatus:

Kopflänge 7,6, 8,0 mm

Passer domesticus: Kopflänge 12,0 mm

Gallus gallus: Kopflänge 17,0 mm

Columba livia domestica:

Kopflänge 15,0 mm

Zum Vergleich wurde vorwiegend *Passer* herangezogen, da von diesem ebenso wie von *Melopsittacus* eine Querschnittserie vorlag, während von *Gallus* und *Columba* nur Sagittalschnittserien vorhanden waren.

Im Bereich der Schädelbasis erscheint ventral der Hypophyse an den Proc. infrapolares, die vor dem Anschluß an die Basalplatte miteinander verschmelzen können, das Basisphenoid, eine autochthone Ossifikation. Es steht rostral mit dem Keilbeinrostrum in Verbindung. Letzteres schiebt sich caudal zwischen die beiden Proc. infrapolares. Bei *Gallus* hat das Basisphenoid bereits die ganze Hypophysengrube erfaßt, auch die lateralen Wände sind vollständig verknöchert. Ventral des Basisphenoids liegt die durch die Tuba auditiva getrennte Parasphenoidplatte (Erdmann 1940), ein Deckknochen, dessen vorderes Ende unter dem Rostrum parasphenoidei erscheint, caudal ist sie mit den Basitemporalia verschmolzen. Die Entstehung des Keilbeinkörpers (Parasphenoidplatte) ist von jener des Rostrum unabhängig. Basisphenoid und Basitemporale umschließen gemeinsam die Tuba auditiva, die erstgenannte Ossifikation bildet das Dach, die zweite den Boden. Caudal endet das Basitemporale ventral des Proc. infracolumellaris und liegt der Cartilago metotica medial an.

Der caudale Anteil der Basalplatte ist weitgehendst durch Basis- und Exoccipitale ossifiziert. Das Basisoccipitale liegt in Form kleiner Knochenbälkchen dem medialen Abschnitt der Basalplatte dorsal und ventral an, bei *Gallus* dringt die Ossifikation bereits in den Knorpel ein, vor allem sind die Foramina des Hypoglossus vollständig verknöchert. Das Exoccipitale erfaßt die laterale Basalplatte und die Cartilago metotica. Es reicht bei *Gallus* sowohl lateral als auch rostral über die Fissura metotica hinaus.

Bei *Passer* finden wir einen komplizierteren Aufbau der sellaearen Schädelbasis, bedingt durch das Auftreten weiterer Knorpel- und Knochenelemente. Das Rostrum parasphenoidei stellt nicht wie bei *Melopsittacus* eine dreikantige Pyramide dar, sondern liegt als schmale Platte ventral des Septum interorbitale und endet verhältnismäßig weit vor der Hypophyse, knapp hinter dem Chiasma fasciculorum opticorum. Der vordere Abschnitt der Hypophysengrube ist nach ventral hin offen, caudal wird sie durch die Taenia intertrabecularis teilweise abgeschlossen (Abb. 17 a, b, c). Diese entspringt an der medialen Seite der Basitrabecula und zwar bei diesem Objekt an der rechten. An der linken Basitrabecula ist noch der Ansatz zu einer Taenia vorhanden, aber nicht ausgebildet. Sie liegt in der Medianlinie der Hypophysengrube, lateroventral weist sie hinter der Hypophyse eine zweite Verbindung mit der rechten und der linken Basitrabecula auf, dorsal verschmilzt sie mit den Laterosphenoiden. Von der Vorderwand der Hypophysengrube entspringt ein kleiner nadelförmiger Knorpelfortsatz, er trennt die rostralen Enden der Basitrabeculae.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß der Proc. infrapolaris bei *Melopsittacus* und *Apteryx* caudal der Hypophyse vor der Vereinigung mit der Basalplatte mit dem gleichnamigen Element der anderen Seite verschmilzt. Wie sich bei *Passer* gezeigt hat, ist die Verbindung zwischen den Knorpel-elementen der Hypophysenregion teilweise verloren gegangen bzw. nur auf einer Seite der Medianlinie erhalten (Taenia intertrabecularis). Diese Ergebnisse stützen die Annahme, daß sowohl die Taenia intertrabecularis, eine ventral der Hypophyse gelegene Knorpelspange, die teilweise mit den Laterosphenoiden, dem Proc. infrapolaris und der Pila antotica in Verbindung steht, als auch der mediale Anteil der Proc. infrapolaris als Reste eines ehemaligen knorpeligen Bodens der Hypophysengrube anzusehen sind.

Der Boden der Hypophysengrube zwischen rostralem und caudalem Zusammenschluß von Basitrabeculae und Taenia intertrabecularis wird von feinen Knochenplatten gebildet, von ihren caudalen Enden gehen die Basisphenoide aus. Diese weisen wie bei *Melopsittacus* mit den paarigen Basitemporalia dieselben Beziehungen zur Tuba auditiva auf.

Bei *Passer* ist ein rudimentärer Proc. pterygoideus basisphenoidei zu beobachten. Ein Basispterygoidgelenk fehlt, ist

aber wie schon erwähnt bei *Gallus* und *Columba* vorhanden. Bei der ersten Art blieben die Lagebeziehungen des Gelenkes zu den anderen Elementen unverändert. Bei

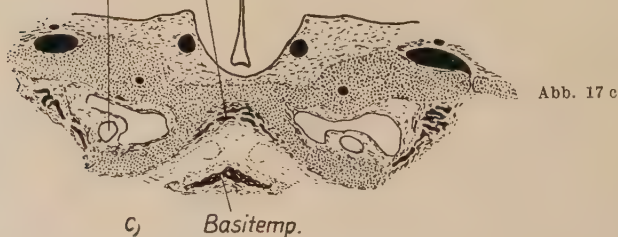
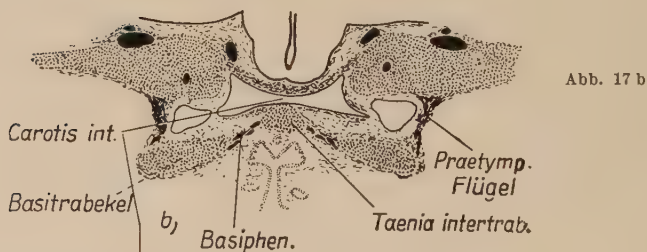
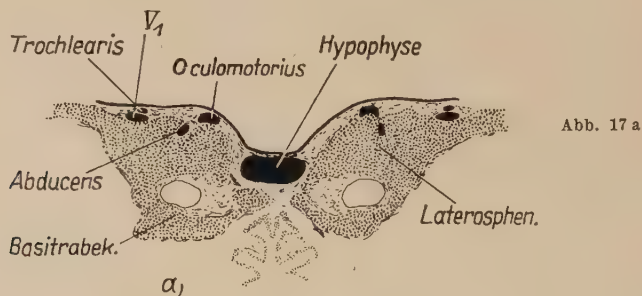


Abb. 17a. *Passer domesticus*: Querschnitt durch die Hypophysengrube mit Abgliederung der Taenia intertrabecularis von der Basitrabekel, Kopflänge 12 mm, Bouin, Mallory, 16 μ , Vergrößerung 20fach

Abb. 17b. *Passer domesticus*: Querschnitt caudal der Hypophyse, Taenia intertrabecularis, Basisphenoid und praetympanaler Flügel, Kopflänge 12 mm, Bouin, Mallory, 16 μ , Vergrößerung 23fach

Abb. 17c. *Passer domesticus*: Querschnitt durch die Schädelbasis caudal der Hypophysengrube, Kopflänge 12 mm, Bouin, Mallory, 16 μ , Vergrößerung 45fach

Gallus hingegen scheint das Gelenk nach medial verlagert zu sein, der Grund für diese Annahme ist die nahe Lage an der Medianlinie der Schädelbasis (im Gegensatz zu *Struthio*). Bemerkenswert ist die Tatsache, daß das Pterygoid, obwohl es ven-

trolateral des Rostrum parasphenoidei liegt, kein Gleitgelenk mit diesem aufweist, das Basispterygoidgelenk wird mit dem massiven Basisphenoid gebildet. Der Meniscus ist in diesem Stadium nicht mehr zu beobachten. Es treten aber am Pterygoid und am Basisphenoid Knorpelkappen auf, die bereits in einem etwas jüngerem Stadium als zwei prochondrale Gewebstreifen zu erkennen sind (Abb. 14). An ihrer Bildung dürfte der Meniscus beteiligt sein.

Lateral der Basitrabecula entsteht bei *Passer* unabhängig von den übrigen Ossifikationen dieser Region ein Knochen, der vom Laterosphenoid zur Basitrabecula zieht und bis zum ventrolateralen Rand des Foramen Ram. V prof. reicht. Erdmann (1940) betrachtet dieses Knochenelement als tympanalen Flügel des Basisphenoid und schreibt darüber folgendes (1940, p. 361): „Das Zentrum hat unverkennbar keinen knöchernen Zusammenhang mit irgendeinem anderen Knochen, es liegt vielmehr vollkommen frei im Knorpel“. W. K. Parker (1870) bezeichnet es als „tympanic wing“ (p. 782) und sieht in diesem Knochen eine dermale Ossifikation. Bei *Passer* sind keine Beziehungen zum Knorpelgewebe zu erkennen, bei *Gallus* scheinen solche vorhanden zu sein.

Die vorderen Orbitosphenoiden sind mit Ausnahme der Wurzeln bei *Melopsittacus* und *Passer*, nicht aber bei *Gallus* und *Columba*, vollständig reduziert. Das Septum interorbitale zeigt in der dorsalen Ethmoidalregion bei *Melopsittacus* einen Proc. tectalis, der sich zwischen die beiden Lobi olfactorii schiebt. Im Septum selbst tritt bei *Passer* eine Fenestra septi auf. Hintere Orbitosphenoiden besitzt in diesem Stadium nur *Melopsittacus*, *Passer* zeigt im Bereich des Chiasma fasciculorum opticorum zwei Knorpelbalken, eine Taenia marginalis.

Der Tractus olfactorius zieht bei *Passer* und *Melopsittacus* von dorsal kommend frei durch die Orbita, läuft dann bei *Passer* lateral der vorderen Orbitosphenoidwurzel medial des Planum antorbitale (Foramen advehens) in die Nasenkapsel. De Beer (1934) berichtet von einem geschlossenen Knorpelkanal für den Tractus olfactorius bei *Passer*. Er tritt bei meiner Serie nicht auf, scheint aber bei jüngeren Embryonen vorhanden zu sein, vgl. *Melopsittacus* Stadium A.

Bei dieser Art durchquert der Tractus die vorderen Orbitosphenoidwurzeln, er befindet sich also ein kurzes Stück in einem Knorpelkanal und tritt dann durch das Foramen advehens (gebildet

von der Ethmoidalplatte, Orbitosphenoid und Planum antorbitale) in die Nasenkapsel ein. *Gallus* und *Columba* besitzen eine lateral offene Knorpelrinne. Sie wird vom Septum interorbitale, Proc. tectalis und Orbitosphenoid gebildet.

Die vordere Nasenmuschel bzw. Praeconcha von *Passer* unterscheidet sich von jener bei *Melopsittacus* durch ein äußerst kompliziertes Skelett. Dieses besteht aus einer nach medial eingerollten Knorpellamelle. Ihre mediale Kante teilt sich, so daß im Querschnitt drei Fortsätze sichtbar sind. Von der lateralen Wand der Nasenmuschel ragt eine Crista in das Innere. Ein Solum conchae (Abb. 18) fehlt *Passer* und auch *Columba*.

Das Skelett ist nur an der Kapselwand unterhalb des Maxilloturbinale befestigt und zeigt große Ähnlichkeit mit jenem von *Struthio*. Lateroventral des Septum nasi liegen zwei Knorpelkerne, die Rudimente einer Cartilago paraseptalis (Abb. 18), wir finden diese auch bei *Apteryx*, T. J. Parker (1891), *Dromaius* und *Rhea*, Lang (1954). Die Cartilago praenasalis ist bei *Passer* teilweise vom Septum nasi getrennt (Abb. 18),

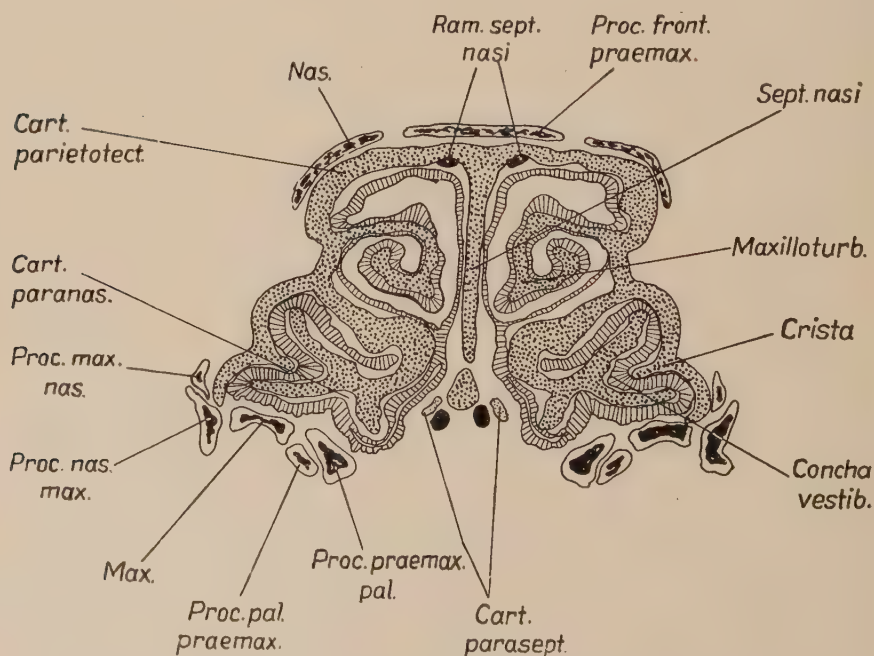


Abb. 18. *Passer domesticus*: Querschnitt durch den vorderen Nasenabschnitt, Concha vestibuli und Maxilloturbinale, Cartilago paraseptalis, Kopflänge 12 mm, Bouin, Mallory, 16 μ , Vergrößerung 35fach

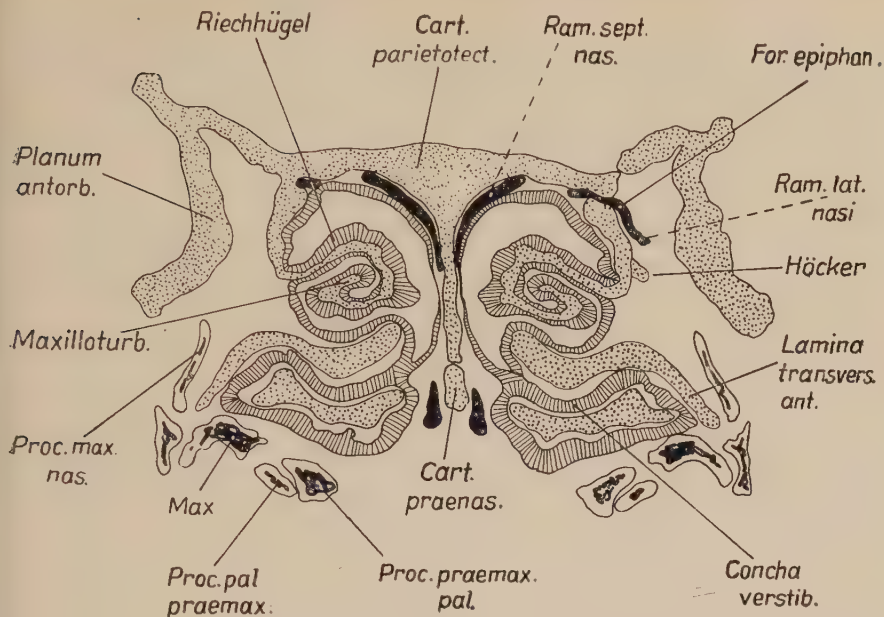


Abb. 19. *Passer domesticus*: Querschnitt durch den hinteren Nasenabschnitt mit Lamina transversalis anterior, Kopflänge 12 mm, Bouin, Mallory, 16 μ , Vergrößerung 40fach

bei *Melopsittacus* bildet sie dessen ventralen Rand (vgl. de Beer 1934). Caudal der Vorhofsmuschel liegt die Lamina transversalis anterior, sie steht weder mit dem Maxilloturbinale noch mit dem Septum in Verbindung (Abb. 19). Das Skelett der ersten Muschel von *Melopsittacus* hat sich zu einem einfachen Längs- und Querbalken differenziert, caudal geht es in die Zona anularis über. *Melopsittacus* besitzt neben der Praeconcha noch eine Concha accessoria (Abb. 13). Rostral wird die Vorhofsmuschel und damit die ganze Nasenkapsel durch die Cupula anterior abgeschlossen.

Das Maxilloturbinale zeigt bei beiden Formen eine Torsion. Das Skelett ist ebenfalls an der lateralen bzw. dorsolateralen Wand (bei *Passer*) der Nasenkapsel befestigt.

An Stelle der dritten Muschel findet man den Riechhügel. Er wird bei *Passer* lateral noch vom Planum antorbitale begrenzt. Bei den anderen Arten fehlt diese Begrenzung. Caudal geht der Riechhügel in den Sinus antorbitalis über.

Das Planum antorbitale ist eine verhältnismäßig schmale, gegen den ventralen Augenrand konvexe Platte, die dem Lacrimale eng anliegt.

Bei *Passer* reicht es wesentlich weiter lateral, als dies bei den anderen Formen der Fall ist, darüber hinaus besitzt es einen dorso-lateralen Fortsatz, der am Aufbau des Foramen advehens beteiligt ist. Auch hier zeigt sich große Ähnlichkeit mit den Befunden von *Struthio*.

Ramus medialis nasi bzw. Ramus praemaxillaris medialis (Haller 1934) und Ramus lateralis nasi bzw. Ramus praemaxillaris lateralis treten bei *Passer* gemeinsam durch die Fissura sphenethmoidalis in die Nasenkapsel. Der Ramus medialis nasi zieht längs des Septum als Nervus septi nasi nach ventral. Der Ramus lateralis nasi verläßt den Nasenraum durch das Foramen epiphaniale (Abb. 19) an der Verschmelzungsstelle von Cartilago paranasalis und parietotectalis. Knapp davor besitzt die Cartilago paranasalis sowohl bei *Melopsittacus* als auch bei *Passer* (Abb. 19) einen Höcker, der mit dem Planum antorbitale verschmilzt. Am deutlichsten ist dies bei *Struthio* zu beobachten. Bei *Melopsittacus* tritt nur der Ramus medialis nasi in die Nasenkapsel ein, der Ramus lateralis nasi zieht außerhalb der zweiten Muschel nach vorne, teilt sich dann aber in mehrere Äste wie Ramus frontalis, lacrimalis, nasalis internus superior und Ramus nasalis externus (vgl. Cords 1904). Die beiden letztgenannten Ästchen treten aber caudal der Vorhofsmuschel in die Nasenkapsel ein. Der Ramus nasalis externus verläßt diese bereits wieder etwas weiter rostral der vorerwähnten Eintrittsstelle. Ob dieses Foramen ebenfalls als Foramen epiphaniale zu werten ist, kann nicht eindeutig entschieden werden (Abb. 13).

Allen drei Formen gemeinsam sind ein bis zwei kleine Foramina in der Cartilago paranasalis durch die Blutgefäße und Nervenfasern aus dem Ramus lateralis nasi ziehen.

Die Knochenelemente des Gaumens sind bei *Passer* und *Melopsittacus* vollständig entwickelt. Das Praemaxillare besitzt einen Proc. palatinus, der ventral des entsprechenden Processus des Palatinum liegt. Lateral zieht der Proc. maxillaris an der Oberkieferkante nach caudal, das Maxillare wird durch ihn nach medial abgedrängt. Bei *Passer* schiebt sich zwischen Maxillare und Proc. maxillaris des Praemaxillare der Proc. maxillaris des Nasale, bei *Melopsittacus* endet dieser dorsal des Kieferrandes. Die Proc. frontales sind bei *Melopsittacus* getrennt, bei *Passer* und *Struthio* miteinander verschmolzen. *Passer* besitzt wesentlich größere Proc. palatini und jugales als *Me-*

lopsittacus, erstgenannter Fortsatz scheint hier überhaupt nicht ausgebildet zu sein, bei *Passer* liegt er der Lamina transversalis eng an, erreicht aber nicht die Medianlinie (vergleiche hierzu die Gaumentypen von Hofer 1945 und das Maxillopalatinum von Huxley 1867).

Das Palatinum reicht mit seinem Proc. praemaxillaris weit nach rostral in die Schnabelspitze hinein. Caudal liegen die beiden Palatina bei *Passer* den hinteren Vomerspitzen lateral an und kommen dann zwischen diese und den rostralen Enden der Pterygoidea zu liegen. Der mittlere Abschnitt der Palatina wird bei *Passer* und *Melopsittacus* nur durch einen Spalt oder Diastema (Hofer 1945 — funktionelle Synpalatinie) getrennt. Die Knochen stützen aber einander und bilden gleichzeitig mit dem Pterygoid das Pterygopalatingelenk am Rostrum parasphenoidei. Der caudale Anteil der Palatina (Muskelfortsatz Gadow's 1891) ist durch das Pterygoid vom Rostrum wieder getrennt. Der Proc. maxillaris des Palatinums, Schufeldts „palatine spur“ (nach Hofer 1945), bzw. Krassowskys (1936) Ethmopalatinum schließt an den entsprechenden Maxillarfortsatz an und reicht bis zur Medianlinie des Schädels. Er entspringt rostroventral des Pterygopalatingelenkes vom eigentlichen Palatinkörper, dieser ist ventrolateral des genannten Gelenkes zu beobachten. Bei *Melopsittacus* ist der Proc. maxillaris des Palatinums wesentlich schwächer ausgebildet als dies bei *Passer* der Fall ist (Abb. 20 a. 20 b). Caudal der Nasenkapsel sieht man am Palatinkörper von

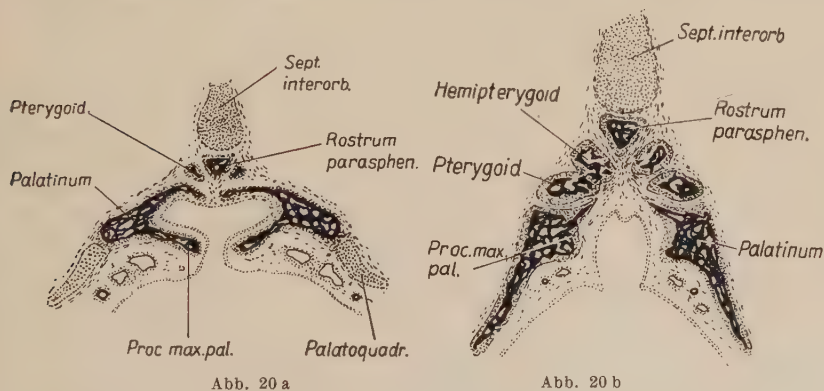


Abb. 20 a

Abb. 20 b

Abb. 20 a. *Passer domesticus*: Palatinum mit Palatoquadratknorpel, Kopflänge 12 mm, Bouin, Mallory, 16 μ quer, Vergrößerung 22fach

Abb. 20 b. *Melopsittacus undulatus*: Anlage des Hemipterygoid sowie Lagebeziehung zwischen Septum interorbitale und Rostrum parasphenoidei, Kopflänge 8 mm, Zenker, Mallory, 16 μ quer, Vergrößerung 20fach

Passer eine lateral gerichtete Knorpelspange. Sie liegt ventral des medialen Orbitaabschnittes und weist keinen Zusammenhang mit anderen Knorpel- oder Knochenkernen auf.

Das Periost des Palatinum geht in das Perichondrium der Knorpelspange über, Verhältnisse, die wir bei Pterygoid-Quadratgelenk und Squamoso-Quadratgelenk wiederfinden. Es dürfte sich hier um ein Rudiment des alten Palatoquadratum handeln (Abb. 20 b). *Melopsittacus* fehlt diese Knorpelspange.

Passer besitzt einen plattenförmigen Vomer, der ebenso wie bei *Struthio* ventral der Nasenkapsel (vgl. folgenden Befund von *Melopsittacus*), medial des hinteren Abschnittes der Lamina transversalia ant. liegt. Rostral und caudal läuft der Knochenkern in je zwei Spitzen aus. Der Vomer von *Melopsittacus* liegt hinter der Nasenkapsel als rudimentäres Gebilde von dreieckiger Form (Abb. 9). Die Anlage erfolgt unpaar (vgl. Gaupp 1906 und Erdmann 1940). Nach Krassowsky 1936 hat der Vomer bei den Aves seine funktionelle Bedeutung eingebüßt. Hofer 1945 hingegen nimmt eine generelle Funktionslosigkeit des Vomer nicht an.

Das Pterygoid liegt dem Palatinum, bei *Passer* auch den caudalen Vomerspitzen, auf. In der Region des Pterygopalatinalgelenkes bildet es einen rostral gerichteten Fortsatz, der durch den Pterygoidkörper von Palatinum und Vomer getrennt wird (Abb. 20 a, 20 b). Er entspricht W. K. Parkers (1866) Mesopterygoid bei *Gallus* bzw. dem Hemipterygoid Pycrafts (1900, 1901). Von einer Abgliederung kann in diesem Stadium nicht gesprochen werden. Zur eindeutigen Klarstellung der Homologie dieses Fortsatzes wären Untersuchungen an postnatalen Stadien notwendig. Caudal verläßt das Pterygoid das Rostrum und zieht zum Proc. pterygoideus des Quadratum.

Das Nasendach wird bei *Melopsittacus* ausschließlich vom Nasale gebildet, da die Proc. frontales des Praemaxillare im Sulcus supraseptale caudal der Vorhofsmuschel enden, bei *Passer* hingegen reichen diese weiter caudal und sind am Aufbau des mittleren Nasendaches beteiligt. Der Proc. praemaxillaris des Nasale ist bei *Passer* verhältnismäßig klein, bei *Melopsittacus* der Proc. maxillaris. Caudal überdachen die Nasalia die paarige Anlage des Frontale.

Dieses liegt zunächst dorsal der Hemisphären, die beiden Anlagen weichen dann auseinander, bilden einen schmalen Knochen-

kamm am dorsalen Rand der Orbita und enden bei *Passer* caudal des Chiasma fasciculorum opticorum, bei *Melopsittacus* grenzen sie ventral an das Pleurosphenoid (Ossifikation im Laterosphenoid) und enden oberhalb des Proc. zygomaticus squamosi. Das Squamosum, eine Knochenplatte an der lateralen Ohrkapselwand, schiebt sich teilweise zwischen Pars canalicularis und Cartilago metotica.

Im occipitalen Schädeldach findet man die Parietalia, die von ventral her hinter dem Squamosum aufsteigen, medial aber noch keine Verbindung miteinander besitzen.



Abb. 21. *Melopsittacus undulatus*: Cartilago intermeckeli, Kopfgröße 8 mm, 16 μ quer, Mikrophoto, Objektiv 1, Ocular 7fach, Vergrößerung 50fach

Neben dem Tectum synoticum besitzt *Passer* ventral von diesem ein unabhängiges Tectum posterius, außerdem treten noch weitere Knorpelkerne auf, die als Rudimente einer Parietalplatte gedeutet werden müssen. Ein Paar dieser erwähnten Knorpelzentren erscheint medial der Pars canalicularis, verschmilzt aber caudal mit dieser, zwei weitere Knorpelspangen befinden sich dorsal des Tectum synoticum und der Pars canalicularis.

Der äußere Gehörgang liegt in der Transversalebene der Fissura metotica und besitzt sowohl rostral als auch caudal einen Recessus. In den vorderen Abschnitt des Cavum tympani (Recessus inferior — Stresemann 1927 — bzw. Recessus tympanicus superior) mündet die Tuba auditiva und das Siphonium. Letzteres stellt bei *Melopsittacus* und *Struthio* einen membranösen Leitungsweg (Abb. 22) von der Ohrregion zum Unterkiefer dar. Nach Gadow (1891) findet man das Siphonium als Knochenröhre bei Würgern, Raben, Staren, Drosseln, Lerchen usw. Ob und wie weit die membranöse Röhre von *Melopsittacus* und *Struthio* noch postnatal verknöchern kann, ist nicht bekannt.

Suschkin (1899) und Turkewitsch (1934) unterscheiden innerhalb des Cavum tympani einen dorso-caudalen Recessus tympanicus superior (dieser entspricht dem Recessus tympani von Hasse 1871 und Stellbogen 1930, sowie der hinteren Luftkammer von Stresemann 1927) und einem Recessus stape-

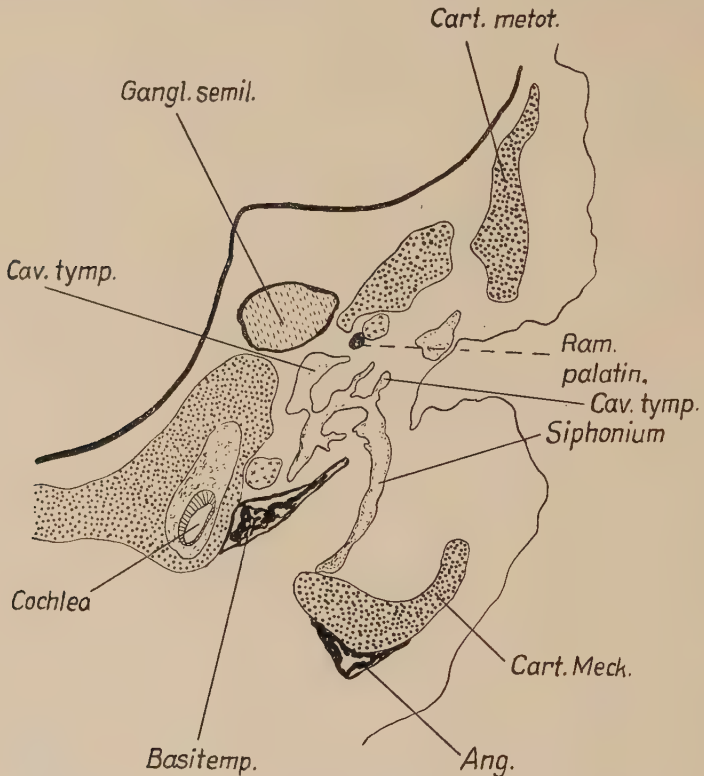


Abb. 22. *Melopsittacus undulatus*: Siphonium, Kopflänge 8 mm, Zenker, Mallory, 16 μ quer, Vergrößerung 30fach

dialis, der ventral des Proc. oticus quadrati liegt und dem Recessus inferior bzw. der oberen Luftkammer Stresemanns (1927) entsprechen würde. Caudal trennt das Cavum tympani als hintere Luftkammer das Squamosum von der lateralen Ohrkapselwand. Darüber hinaus besitzt das Cavum tympani im hinteren Abschnitt kleine Blindsäcke, die durch eine Bindegewebsfalte voneinander getrennt werden. Die Falte führt die Chorda tympani und die Arteria carotica cephalica.

Das Bindegewebe der Scala vestibuli und tympani ist fast vollständig rückgebildet. Ein Ductus perilymphaticus brevis führt

von der Scala vestibuli bzw. der Cysterna perilymphatica hinter dem Ductus cochlearis zur Scala tympani. An Sinnesstellen finden wir im vorderen Recessus lagenae an der medialen Cochleawand die Macula lagenae (innerviert vom Ramus cochlearis — Ast des Ramus inferior), an der lateralen Wand die Membrana vasculosa. Caudal folgt die Papilla basilaris und vor der Fenestra utriculo-saccularis die Macula sacculi. Die beiden letztgenannten Sinnesendstellen werden vom Ramus saccularis versorgt.

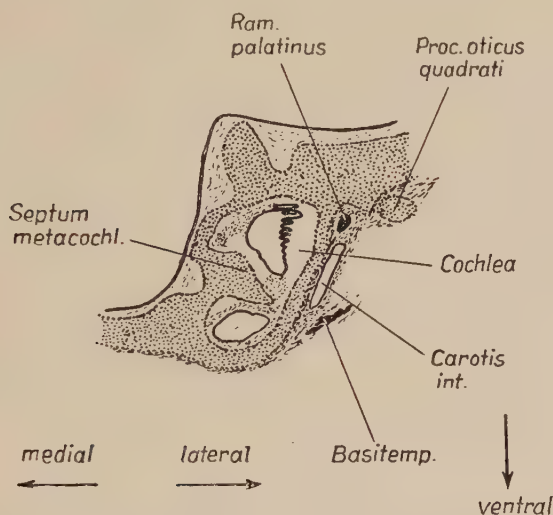


Abb. 23. *Passer domesticus*: Querschnitt durch die Pars cochlearis mit Septum metacochleare. Kopflänge 12 mm, Bouin, Mallory. 16 quer, Vergrößerung 40fach

Die Lagena besitzt die typische Blindsackform der Aves (siehe de Burlet 1934), allerdings weist *Passer* innerhalb der Cochlea ein Septum auf, das eine Verbindung zwischen medialer und lateraler Cochleawand herstellt. Es trennt caudal den Ductus cochlearis (dorsal des Septum) vom übrigen hinteren Lagenaabschnitt (Abb. 23). Aller Wahrscheinlichkeit nach ist es als ein Analogon zum Septum metacochleare der Säuger zu betrachten.

Der Utriculus bildet bei *Passer* einen rostralen Recessus mit der Macula utriculi, bei den beiden anderen Arten liegt diese Sinnesstelle im rostralen Abschnitt der Pars canicularis, medial davon mündet die Cysterna endolymphatica.

Die Cristae der einzelnen Ampullen, vor allem aber jene der Ampulla anterior und horizontalis besitzen eine Crista secundaria

(de Burlet 1934), diese liegt senkrecht zur Richtung des primären Cristakammes auf der Declivitas utricularis und canalicularis (abfallende Wände der Crista). Die beiden vorgenannten Ampullen werden durch die Rami ampullaris horizontalis und lateralis (Äste des Ramus superior) versorgt, die Ampulla posterior vom Ramus ampullaris posterior.

Der Canalis semicircularis anterior (sup.) beginnt mit seiner Ampulle im dorso-lateralen, vorderen Abschnitt des Utriculus, etwas medial und rostral der Ampulla des Canalis semicircularis horizontalis. Er verläuft dorsal nach hinten, zuerst proximal, später distal der inneren Ohrkapselwand und erreicht das Crus commune von caudal kommend. Letzteres mündet unter Bildung eines Recessus utriculi in den Utriculus. Rostral der Einmündung des oberen Kanales befindet sich in der medialen Ohrkapselwand das Foramen endolymphaticum. Der ampullare Schenkel des horizontalen Bogenganges nimmt seinen Anfang, wie bereits erwähnt, lateral der Ampulla des oberen Bogenganges, zieht caudalwärts und mündet vor dem Canalis semic. ant. in das Crus commune. Der Canalis semic. posterior bildet seinen Bogen in der ventralen Ohrkapsel und mündet zwischen den beiden anderen Kanälen ebenfalls in das Crus commune.

Der Facialis zieht bei Passer vom Meatus acusticus internus eine Vertiefung der medialen Ohrkapselwand, am Dach der Pars cochlearis nach lateral (wie bei Tinnunculus). Bei Melopsittacus tritt er gemeinsam mit dem Trigemini durch die Incisura prootica spuria (de Beer 1934), bei Gallus und Struthio aber wird der Nerv durch die Commissura praefacialis vom Foramen prooticum getrennt. Er verläßt in einem eigenen Knorpelkanal zwischen Incisura prootica und Pars cochlearis das Cavum cranii.

Haller (1934) und de Beer (1934) erwähnen für die Sauropsiden die dritte Möglichkeit des Facialisaustrittes, während sie die erste bei Cyclostomen, die zweite bei Knochenfischen fanden. Die Ergebnisse wurden an schlüpfreifen Embryonen gemacht, es muß daher eine postnatale Änderung des Facialisaustrittes, bedingt durch die fortschreitende Ossifikation, angenommen werden.

Die Chorda tympani zweigt gemeinsam mit dem Ramus auricularis caudal der Columella von Ramus hyomandibularis ab, biegt nach lateral, steigt am caudalen Anteil des Proc. extracolu-

mellaris und supracolumellaris auf, liegt diesen Fortsätzen und teilweise der Membrana tympani sehr eng an. In einem Bindegewebsstrang zieht sie zum Dach des Cavum tympani und über die Columella (Abb. 6) nach rostroventral zum Unterkiefergelenk. Der vorerwähnte Bindegewebsstrang liegt, wie schon von Cords (1904) beschrieben, lateral des Befestigungsbandes, welches die Columella an der vorderen, oberen Wand der Paukenhöhle fixiert.

Der Austritt von Vagus und Glossopharyngicus wurde bereits im vorhergehenden Stadium besprochen. Passer besitzt nur mehr zwei Hypoglossuswurzeln.

Die Chorda dorsalis ist bei *Melopsittacus*, *Gallus* und *Columba* in diesem Stadium noch vollständig erhalten. Sie zeigt aber in ihrem Verlauf mehrere Einschnürungen, die soweit gehen, daß die Chorda im Querschnitt als dünne vertikal gestellte Platte erscheint. Teilweise fehlt eine ventrale Knorpelbegrenzung, da die Chorda die Basalplatte medial teilt, dies ist vor allem im vorderen Abschnitt zu beobachten. Der Chordaanteil im Bereich der Hypoglossusforamina zeigt sich im Querschnitt als ein stäbchenförmiges Gebilde, das allseits von Knorpel umgeben ist. Die Chordascheide ist sehr mächtig, die Chordazellen machen im Vergleich zu jenen des vorderen Abschnittes einen geschrumpften Eindruck. Sie weisen außerdem starke Granula auf.

Im Unterkiefer finden wir bei *Melopsittacus* ein Supraangulare, Angulare und Dentale, bei *Passer* kommt noch ein Spleniale und Goniale hinzu, *Gallus* besitzt bereits ein Articulare. Die Knochenelemente sind in der für die Aves charakteristischen Weise im Unterkiefer angeordnet. Das Dentale liegt im vordersten Kieferabschnitt der Cartilago Meckeli lateral an. Caudal läuft es in einen ventralen und zwei dorsale Fortsätze aus. Die beiden letzteren umschließen die entsprechenden Fortsätze des Supraangulare (besitzt das Eintrittsforamen des Ramus mandibularis). Das Knochenelement endet am Proc. retroarticularis. Ventral zieht das Angulare bis zur Basis des Proc. mandibularis internus. Der Hauptanteil des Angulare schließt mit dem parallel verlaufenden, dorsal gelegenen Fortsatz das Spleniale ein. Dieses liegt als zarte Knochennadel dem Knorpel medial an. Am Proc. mandibularis internus erscheint bei *Gallus* basal das Goniale, distal das Articulare.

Die bereits im vorhergehenden Stadium erwähnte *Cartilago intermeckeli* (Abb. 21) besteht nun aus einem ventral liegenden Knorpelpfropf und einer dorsalen Knorpelnadel, die durch zwei straffe Bindegewebszüge miteinander verbunden sind. Der Knorpelpfropf besitzt medial einen Einschnitt. Dieser und die beiden Bindegewebszüge sprechen für die Möglichkeit einer paarigen Anlage der *Cartilago intermeckeli*.

Im Zungenskelett haben sich bei *Melopsittacus* die Höcker der Copula vor der Ansatzstelle der Zungenbeinhörner zu einem Bogen dorsal der Copula geschlossen. Bei *Passer* finden wir die paarigen *Paraglossalia* sowie eine sehr lange Copula. Die rostralen Enden des *Ceratobranchiale* divergieren, sie umschließen erst weiter caudal die Copula, wo sie auch perichondrale Ossifikation aufweisen.

IV. Diskussion

A. Die Basis des Osteocranium

Die Schädelbasis der Aves wird von einer variierenden Anzahl von Elementen aufgebaut. Erdmann (1940) stellte bei *Gallus* sechs verschiedene Knochenelemente fest, andere Autoren (Tonkoff 1900 und Schinz, Zangerl 1937) ziehen Knochenkerne verschiedener Entstehung zu einem Element zusammen. Broom und Brock (1931) bezeichnen beispielsweise das eigentliche Parasphenoid als Vomer und setzen diesen dem gleichnamigen Element der *Mammalia* homolog. In jenem Element, das andere Autoren (T. J. Parker 1891, Tonkoff 1900, Sonies 1907 u. a.) als Vomer bezeichnen, sehen Broom und Brock den Praevomer. Diese Ansicht ist für den Vogelschädel nicht zu rechtfertigen, da der Vomer im neurokinetischen Schädel kein Element der Basis darstellt, sondern sekundär zu einem Knochen des Kiefer-Gaumenkomplexes wurde. Außerdem haben Parrington (1940) und Reinbach (1951) bewiesen, daß der Vomer der Säuger dem der Nichtsäuger homolog ist.

Kesteven (1940 und 1942) behauptet andererseits bei einer Reihe untersuchter Vogelformen (*Apteryx*, *Gallus*, *Phalacrocorax*, *Emu* und *Melopsittacus*) innerhalb der Schädelbasis keine dermale Ossifikation gefunden zu haben. Die Knochen der gesamten Basis seien autochthoner Herkunft, es fehle das typische Parasphenoid anderer Autoren. Der diesem

Element entsprechende Knochenkern läge ebenfalls ventral des Septum interorbitale, entstehe aber „endoperichondral“. Dorsal davon entwickelt sich nach Kesteven ein endochondrales Basisphenoid, welches mit dem vorgenannten Element bald verschmilzt. Darüber hinaus lehnt Kesteven jede Begrenzung innerhalb der Schädelbasis als willkürliche Grenzziehung ab und sieht das aus fünf „endoperichondralen“ Elementen entstehende Basisphenoid als gesamte Schädelbasis an. Er betont ausdrücklich, daß das Parasphenoid der anderen Autoren keine Dermalverknöcherung sei und begründet dies wie folgt: „Therefore, since they are all similar, if any be membrane bones, all must be, and such an interpretation the basisphenoid bone must be deemed to have been formed by the fusion of five membrane bones and one endochondral bone. This last suggestion is, of course, a *reductio ad absurdum*, and the truth is that the parasphenoid is developed from five similar endo-perichondral centres of ossification“ (Kesteven 1940 p. 466). T. J. Parker (1891) und Erdmann (1940) widerlegen diese Ansicht für Gallus, auch meine Ergebnisse bei *Melopsittacus* und *Passer* widersprechen Kestevens Befunden an den vorgenannten Formen.

Innerhalb der Schädelbasis der Aves müssen mit ganz geringen Ausnahmen autochthon ossifizierende Elemente von dermal ossifizierenden unterschieden werden. Basisphenoid, Basisoccipitale und Exoccipitale sind Vertreter der ersten Gruppe. Rostrum parasphenoidei, Parasphenoidplatte sowie das Basitemporale mit seinem praetympanalen Flügel verkörpern die zweite Gruppe. Die Abgrenzung der einzelnen Elemente ist soweit bekannt in ontogenetisch frühen Stadien deutlich erkennbar. Eine vorerwähnte Ausnahme finden wir innerhalb der Ratiten bei *Struthio*, *Rhea* und *Dromaius*, merkwürdigerweise aber nicht bei *Apteryx* (siehe Brock 1937 bzw. T. J. Parker 1891). Bei den erstgenannten Formen entsteht das Basisphenoid mit dem Parasphenoid als einheitlicher Komplex.

Eine kurze Literaturübersicht soll die verschiedenen Meinungen über die Entstehung und Abgrenzung der einzelnen Ossifikationen zeigen.

Das Basisphenoid tritt, wie von Erdmann (1940) an zwei Hühnerrassen festgestellt wurde, sowohl paarig als auch unpaar auf und ossifiziert die Fossa hypophyseos. T. J. Parker (1891)

sowie Erdmann (1940) beweisen für das Basisphenoid eine vom Rostrum parasphenoidei unabhängige Anlage. Meine Ergebnisse stimmen mit diesen Angaben überein, nicht aber mit jenen Gaupps (1906). Maillard (1948) beschreibt bei *Catharacta skua* ähnlich wie Schinz und Zangerl (1937) bei *Gallus*, *Columba* und *Podiceps* ein aus drei Zentren ossifizierendes Basisphenoid. Ein Zentrum liegt ventral des Septum interorbitale, die beiden anderen lateral der Hypophysengrube. Nach ihren Beschreibungen und Abbildungen zu schließen haben die genannten Autoren das Rostrum parasphenoidei und vermutlich auch einen Teil des Parasphenoids als Basisphenoid beschrieben.

Das Rostrum parasphenoidei wird, wie schon eingangs erwähnt, von Kesteven (1940) als endoperichondrale Verknöcherung angesprochen. Weder bei *Passer* noch bei *Melopsittacus* tritt eine solche Beziehung zwischen Rostrum parasphenoidei und Septum interorbitale auf. In einer Querschnittserie von 10 mm Kopflänge ist das Rostrum bei *Melopsittacus* deutlich vom Septum getrennt (Abb. 9). Die beginnende Umwandlung des Knorpels, die Kesteven als Parasphenoid beschrieb (1940, p. 462, Abb. 30 und 1942, p. 222, Abb. 7), tritt auch bei meinen Objekten auf. Vor der Rostrumspitze innerhalb der Ethmoidalregion erscheint im ventralen Septum nasi ein Knorpelpfropf, der bei Azanfärbung eine oxyphile Reaktion aufweist. Diese ist als Vorstufe der beginnenden Ossifikation des Ethmoids zu betrachten. Kesteven hat daher das Ethmoid als Parasphenoid bzw. als Praesphenoid beschrieben. Die paarige Anlage ventral des Basisphenoids, das Basitemporale, reicht caudo-lateral bis zur Cartilago metotica und wird als Tympanicum bezeichnet. T. J. Parker (1891), Schinz und Zangerl (1937) und Erdmann (1940) beschreiben als Basitemporale eine V-förmige Anlage hinter der Hypophyse, beziehen aber das Basisphenoid und das Parasphenoid in diesen Komplex mit ein.

Die Anlage des Basioccipitale zeigt bei den einzelnen Formen keinen wesentlichen Unterschied. Die Ossifikation tritt sowohl dorsal als auch ventral an der Basalplatte auf. Das Exoccipitale wird erstmalig bei den Aves in die Schädelbasis mit einbezogen (siehe Gaupp 1906 und Marinelli 1936). Neben der Verknöcherung der Cartilago metotica ist es auch am Aufbau des ventrolateralen Randes des Foramen magnum beteiligt.

Als letztes Element der Schädelbasis wäre noch der prae-

tympanale Flügel zu erwähnen. Über seine Entstehung wurde bereits bei der Besprechung der *Passer*-Serie berichtet.

Zusammenfassend ergibt sich Folgendes:

Die Schädelbasis der Aves wird von autochthonen und dermalen Elementen aufgebaut. Das Rostrum parasphenoidei, die praesellaere Schädelbasis, ist ein eindeutiger Deckknochen. Im Bereich der Fossa hypophyseos treten allerdings Verschiedenheiten in der Ausbildung und eindeutigen Abgrenzung von Parasphenoid, Basisphenoid und Basitemporale auf. Der Grund hierfür ist in der gegenseitigen Überlagerung der Ossifikationskerne, der dadurch bedingten Reduktion bzw. Ausbreitung einzelner Knochenzentren zu suchen. Die Region der Hypophyse und des Dorsum sellae hat an und für sich eine besondere Bedeutung in der Ontogenese der Schädelbasis. Es ist dies die Stelle des Basisknicks und damit der Verschmelzung von praesellaerer und postsellaerer Basis.

B. Acrochordalknorpel und Chordaspitze

St. Remy (1896) stellte fest, daß das rostrale Chordaende einerseits bei *Anas* und *Gallus* in einem deutlichen Winkel zur Mundbucht geknickt ist, andererseits bei *Lacerta viridis* rostral des Scheitels in Form einer Endknospe abschließt. Auch Rabl-Rückhard (1886) berichtet von einem vorderen ventralwärts gebogenen Chordaende bei starker Mittelhirnbeuge.

Bei dem jüngsten, untersuchten Gallusstadium reicht die Chorda in die Mesenchymverdichtung des späteren Acrochordalknorpels hinein (Abb. 2), biegt nach rostral zur Hypophyse und zieht nach einem abermaligem Knick zur Mundbucht, wo sie zwischen Rathkescher und Seeselscher Tasche endet. Jener Chordaabschnitt, den St. Remy als Chorda descendens bezeichnet, zeigt die schon einmal erwähnten Reduktionserscheinungen. Ein etwas anderes Verhalten finden wir bei *Melopsittacus* und *Columba*. Der Knick liegt auch bei diesen Formen innerhalb des Acrochordalknorpels, doch reicht die Chorda descendens rostral des Scheitels nur bis zur Hypophyse. Dies soll aber nicht besagen, daß obengenannten Formen eine Chorda descendens, wie wir sie bei *Gallus* finden, fehlt. Es besteht ja die Möglichkeit, daß jener Chordaabschnitt noch früher rückgebildet wird, als dies bei *Gallus* der Fall ist. St. Remy berichtet, daß der Chordaknick schon vor der Chondrogenese der Basalplatte ver-

schwindet, *Melopsittacus* und *Columba*, selbst *Gallus* besitzen diesen Knick noch zur Zeit der frühen Osteogenese. Aller Wahrscheinlichkeit nach erfolgt gleichzeitig mit der Mittelhirnbeuge auch eine Beugung der Chordaspitze, siehe auch bei Rabl-Rückhard (1896). Bei genauer Betrachtung des Abschnittes zwischen Acrochordalknorpel und Hypophysengrube läßt sich eine parallele Lage von Chorda und Haubenwulst nicht leugnen. Der Acrochordalknorpel, Rathkes (1839) mittlerer Schädelbalken bzw. Gaupps (1906) Mittelhirnpolster liegt nicht wie von de Beer (1934) angenommen vor der Chordaspitze, sondern caudal von dieser. Der Chordaknick befindet sich innerhalb des Acrochordalknorpels.

C. Die occipitale Schädelbasis des Chondrocranium

In ontogenetisch frühen Stadien treten innerhalb der caudalen Basalplatte Wirbelbildungen in verschiedener Anzahl auf. Gleichzeitig finden sich in dieser Region rudimentäre Anlagen von cranialen Rippen, die nach Suschkin (1899) bei *Tinnunculus* der Gewebeart der occipitalen Wirbel entsprechen. Sonies (1907) hingegen ist der Meinung, daß jene Gebilde keine Chondrogenese erfahren. De Beer (1934) konnte bei *Anas* die Ablagerung von intercellularen Substanzen feststellen. Nicht nur die histologische Beschaffenheit der Elemente, sondern auch deren Anzahl scheint bei den einzelnen Arten verschieden zu sein. Suschkin (1899) konnte z. B. bei *Tinnunculus* vier occipitale Bögen und vier dazu gehörige craniale Rippen feststellen, de Beer (1934) berichtet ebenfalls von vier occipitalen Elementen, Jarger (1926) fand bei Hühnerembryonen drei gesonderte Wirbel.

Bei den von mir untersuchten Formen waren bei *Melopsittacus* fünf occipitale Bögen sowie fünf craniale Rippen zu erkennen, *Gallus* zeigte vier, *Columba* drei Wirbelelemente. Bei allen drei Formen waren die vordersten Elemente nur durch eine Einkerbung im Knorpel sichtbar.

Die Grenze für die Wirbelbildung in der occipitalen Schädelbasis stellt die Pars cochlearis dar, sie wird aber nicht immer erreicht. Es besteht die Möglichkeit, daß die zahlenmäßig geringe Anlage von Occipitalbögen und cranialen Rippen bei *Gallus* und *Columba* einen abgeleiteten Zustand dar-

stellt, der von dem ursprünglichen bis zur Ohrregion segmentierten (*Melopsittacus*) mehr oder weniger weit abweicht.

Die Anzahl der Hypoglossuswurzel variiert ebenso wie die der Skelettelemente. Van Wijhe (1910) bezeichnet ein Vorkommen von fünf Hypoglossuswurzeln (z. B. *Melopsittacus*) als Ausnahmefall, de Beers (1934) Meinung geht dahin, für den Vogelschädel allgemein vier Wurzeln anzunehmen.

D. Die Beziehungen des Tractus olfactorius zu den Elementen der Orbita

Entgegen Gaupps (1906) Meinung findet sich bei frühen Stadien von *Melopsittacus* und *Passer* (de Beer 1934) sowie *Struthio* (Brock 1937) ein vollkommen geschlossener Canalis olfactorius, der sehr bald reduziert wird. Der Tractus olfactorius ist somit in ontogenetisch frühen Stadien von der Orbita getrennt. De Beer (1934) schreibt über den genannten Kanal folgendes (p. 454) „The olfactory nerve, here, then, does not transverse the orbit at all, but appears at first sight to run down through the thickness of the septum, and it is only careful observation which shows that the ‚septum‘ is really a composite structure in this region, formed by the true interorbital septum to which on each side the orbital cartilage is attached as a thin plate“.

Der Verlauf des Tractus olfactorius ändert sich während der Ontogenese, bedingt durch die Elevation der vorderen Hirnanteile. Gaupp (1906) ist der Ansicht, daß das Verhalten des Tractus olfactorius bei den Aves ebenso wie bei den Teleostiern von der Ausbildung des Septum interorbitale und damit von der Größenzunahme der Augen abhängt, die ihrerseits mit anderen teilweise noch ungeklärten Faktoren die erwähnte praehypophysäre Hirnelevation bedingt (vergl. Marinelli 1936, Barnikol 1952 und Lang 1952).

Die obengenannte Reduktion des Canalis olfactorius betrifft vor allem den dorsalen Abschnitt sowie die laterale Wand. Jene Verhältnisse, die wir bei *Gallus* und *Columba* vorfanden, gleichen sehr den Darstellungen älterer Stadien von *Melopsittacus* und *Passer*. Aus dem Vorhergehenden resultieren folgende Fragen:

1. Sind die Verhältnisse bei *Gallus* und *Columba* als primär oder sekundär zu werten?

2. Besteht die Möglichkeit, daß letztgenannte Formen einen *Canalis olfactorius* bereits verloren haben?

Das vorhandene Untersuchungsmaterial reicht leider zur Beantwortung dieser Fragen nicht aus.

E. Das Basipterygoidgelenk und das accessorische Spheno-Pterygoidgelenk

Schon Gadow (1891) unterschied echte *Processus pterygoidei* von nahe der Basis des *Rostrum parasphenoidei* entspringenden *Processus pterygoidei anteriores* und kennzeichnete somit zwei Arten von Gelenkbildung. Das echte Basipterygoidgelenk liegt caudo-lateral der *Fossa hypophyseos* und stellt eine Verbindung zwischen Pterygoid und Basisphenoid, also zwischen einer dermalen und einer autochthonen Ossifikation, her. Bei manchen Arten tritt es nur in der Ontogenese auf (vgl. die Befunde von Böhm 1930 an *Balaeniceps rex* und von Starck 1940 an *Tmetoceros*), ist aber am erwachsenen Schädel nicht mehr funktionsfähig. *Struthio*, *Apteryx* und *Rhea* z. B. besitzen auch am adulten Schädel ein wohlausgebildetes Basipterygoidgelenk. Das accessorische Spheno-Pterygoidgelenk bzw. sekundäre Gaumengelenk verbindet nach Hofer (1949) das *Caput pterygoidei* mit dem *Rostrum sphenoidei* = *Rostrum parasphenoidei* und tritt bei *Anser* und *Gallus*, nach Stresemann (1933) auch bei *Chauna* auf. Beddard (1898) sieht in dem Gelenk der Enten und Hühnervögel ein echtes Basipterygoidgelenk, Starck (1940) ein sekundäres Basipterygoidgelenk. Hofer (1949) lehnt, wie folgt, ersteres ab (S. 67): „Die Stelle, an der sich die Pterygo-Palatinverbindung an das *Rostrum sphenoidale* anlehnt, kann sockelartige Schleifflächen entwickeln, welche Basipterygoidgelenke vortäuschen können, sicher aber Neubildungen darstellen; solche finden sich bei Hühner und *Anseres*.“ Aus der Ontogenese geht hervor, daß das fragliche Gelenk bei *Gallus* ein eindeutiges Basipterygoidgelenk darstellt. Es wird von Pterygoid und Basisphenoid, nicht aber vom *Rostrum parasphenoidei* gebildet. Auch das *Palatinum* läßt eine obengenannte Beziehung (Hofer 1948) vermissen. Es ergibt sich nun die Frage, wodurch die eigenartige Lage des Basipterygoidgelenkes bei *Gallus* begründet ist.

Das Pterygoid stellt eine zum Basisphenoid beinahe parallel verlaufende Knochenspange dar. Beide Elemente ziehen von

rostro-medial nach caudo-lateral und werden medial durch das Palatinum bzw. Rostrum parasphenoidei, lateral durch das Quadratum und Basitemporale begrenzt. Innerhalb dieser Grenzen besteht die Möglichkeit zur Ausbildung eines Basispterygoidgelenkes. Die Lage des Gelenkes wird fast ausschließlich durch die Lage der Elemente des Kiefergaumenapparates bestimmt. Einmal finden wir das Basispterygoidgelenk nahe des Pterygoid-Quadratgelenkes, wie dies bei *Struthio* der Fall ist, anderenfalls tritt es medial nahe der Basis des Rostrum auf z. B. bei *Lophura* (vgl. Böhm 1930, Abb. 22, S. 707). Noch extremer ist es bei den Hühnern ausgebildet (Hofer 1949, Abb. 3b, S. 219). Hier wird das Gelenk nicht vom Pterygoidkörper, sondern vom Caput pterygoidei gebildet, dies ist einerseits in der gedrungenen, relativ kurzen Form des Knochenelementes, andererseits mit der damit verbundenen, transversalen Lage im Schädel bedingt. Der Proc. pterygoideus basisphenoidei wird durch einen kleinen Höcker an der rostralen Grenze des Basisphenoids verkörpert (vgl. mit dem nestjungen *Balaeniceps rex*, Böhm 1930, Abb. 28, S. 713 und mit *Tmetoceros*, Starck 1940, Abb. 21a).

In ontogenetisch frühen Stadien ist er relativ weit vom Rostrum parasphenoidei entfernt. Später allerdings wird durch die nahtlose Verschmelzung von autochthonem Basisphenoid und dermalem Rostrum parasphenoidei eine scharfe Grenzziehung zwischen den beiden Knochen unmöglich. Dies mag auch der Grund sein, warum das Basispterygoidgelenk von *Gallus* als accessorisches Spheno-Pterygoidgelenk angesehen wurde. *Apteryx* und *Tinamus* nehmen bezüglich der Lage des Basispterygoidgelenkes eine Mittelstellung zwischen *Struthio* und *Gallus* ein.

F. Die Nasenregion

Matthes (1934) berichtet über die Nasenregion der Aves folgendes: „Sehr charakteristisch ist für die Vögel die Entwicklung einer besonderen Vorhofsmuschel, die meist sehr hohe Entfaltung der Hauptmuschel und die Ausbildung einer weiteren muschelartigen Bildung im Antorbitalraum (S. 922).“ Betrachtet man die vordere, rostral gelegene Muschel, so findet man für diese in der Literatur mehrere Bezeichnungen, z. B. vordere Muschel (Gegenbaur 1873), Nasoturbinale (W. K. Parker 1891), Vorhofsmuschel (Suschkin 1899) Vorhof (Fleischmann und

Beecker 1903), Atrioturbinal (de Beer 1934) bzw. Concha vestibuli (Technau 1936).

Das Skelett dieser Muschel wird dorsal vom Tectum nasi (Gaupp 1906) bzw. Cartilago parietotectalis (de Beer 1934) und Ectethmoid (Parker 1891), lateral vom Paries nasi (Gaupp 1906) bzw. Cartilago paranasalis (de Beer 1934) gebildet. Ein knorpeliges Solum nasi tritt nur vereinzelt auf, z. B. Tinnunculus und Melopsittacus. Rostral wird die Muschel durch eine Cupula anterior, einem Derivat der Cartilago paranasalis begrenzt, caudal durch die Lamina transversalis anterior, Technaus (1936) Schwelle. Letztgenanntes Element wird teilweise von der Cartilago paranasalis allein gebildet (Melopsittacus), doch ist an seiner Bildung manchmal auch die Cartilago parietotectalis beteiligt (Struthio). Anas und Melopsittacus besitzen eine Zona anularis = Lamina transversalis anterior, die mit dem Septum nasi in Verbindung steht. Lateral der Cartilago praenasalis sieht man bei Passer im ventralen Abschnitt der Muschel zwei kleine, isolierte Knorpelkerne. Es sind dies Rudimente einer Cartilago paraseptalis und den gleichnamigen Bildungen bei Lacerta homolog. Gaupp (1906) sieht in diesen Bildungen Reste eines ehemaligen Knorpelbodens. Sie sind auch von Apteryx (T. J. Parker 1891) bekannt. Das Septum nasi verschmilzt bei manchen Formen (Melopsittacus und Anas) im Bereich der Concha vestibuli mit der Cartilago praenasalis. Sie bildet den ventralen Rand des Nasenseptums, bei Passer ist sie als frei nach vorne ziehender Knorpelstab zu erkennen. Im Nasendach der ersten Muschel findet sich bei Melopsittacus ein Cavum supra-septale, welches caudal in einen Sulcus übergeht. In Sulcus und Cavum liegen die Processus frontales praemax. und die entsprechenden Fortsätze des Nasale. Die Ausbildung der vordersten Muschel ist innerhalb der Aves äußerst mannigfach. Verhältnismäßig einfach ist sie z. B. bei Ciconia (Technau 1936) und Columba gestaltet, sie wird von einer Längsleiste der lateralen Nasenwand gebildet. Gegenbaur (1873) sieht diese Muschel als Vorläufer der Vorhofsmuschel anderer Vögel an. Matthes (1934) bezweifelt diese Ansicht. Sehr kompliziert sind die Vorhofsmuschel von Passer und Struthio. Das T-förmige Skelett zeigt bei der erstgenannten Art eine weitere Aufspaltung der Enden des Querbalken (vergleiche auch Giebels [1876] Beschreibung über die Vorhofsmuschel der Singvögel). Das Skelett

von *Struthio* weist eine stärkere Torsion auf und ist somit der zweiten Muschel sehr ähnlich. Die accessorischen Vorhofsmuscheln entstehen im caudalen Bereich der Concha vestibuli und wurden bei *Melopsittacus*, *Tinnunculus* (*Suschk*in 1899) sowie *Apteryx* (*Parker* 1891) gefunden.

Die zweite Muschel der Vögel (mittlere Muschel — *Gegenbaur* 1873, primäre Muschel — *Born* 1879, Maxilloturbinale — *de Beer* 1934) zeigt eine relativ konstante Ausbildung. Das Knorpelskelett ist mit Ausnahme von *Columba* stark eingerollt und inseriert im Trennungsbereich von *Cartilago paranasalis* und *parietotectalis*. Es zeigt ebenso wie das Skelett der Vorhofsmuschel die Tendenz zur Aufspaltung der Enden bzw. zur Bildung weiterer Knorpellamellen (*Struthio*), die an *Epiturbinalia* der Säuger erinnern.

Die dritte Muschel (*Concha nasalis* — *de Beer* 1934, hintere Muschel — *Gegenbaur* 1873, posterior turbinale *T. J. Parker* 1891, sekundäre Muschel *Born* 1879, obere Muschel *Suschk*in 1899 und *Postconcha Technau* 1936) tritt nicht bei allen Arten auf. *Passer* und *Melopsittacus* z. B. besitzen eine sackartige Bildung, den Riechhügel, welcher aus dem dorsalen Abschnitt der mittleren Muschel hervorgeht. Er ist als Rudiment einer Muschel anzusehen und entspricht der lateralen Sakterwand *Beekers* (1903). Ein eigenes Skelett ist nicht vorhanden. Lateral wird der Riechhügel teilweise vom *Planum antorbitale* begrenzt. Eine *Copula posterior* ist bis jetzt nur von *Apteryx* bekannt.

Der *Tractus olfactorius* tritt durch die *Fissura sphenethmoidalis* in den caudalen Bereich des *Cavum nasi* ein. Der *Ramus profundus trigemini* teilt sich von caudal kommend vor der Nasenkapsel. Ein Ast, der *Ramus medialis nasi*, zieht als *Nervus septi nasi* durch die *Fissura sphenethmoidalis* entlang des *Septum* nach ventral. Der zweite Ast, *Ramus lateralis nasi*, läuft entweder lateral der Nasenkapsel nach rostral (*Anas*, *de Beer* 1934), oder tritt vor der *Fissura sphenethmoidalis* gesondert in die Nasenkapsel ein (*Melopsittacus* und *Passer*), verläßt diese aber wieder durch ein *Foramen epiphaniale* bzw. durch weitere kleine *Foramina*, deren Bedeutung noch nicht geklärt ist. Die Beziehungen des *Trigeminus* zur Riechschleimhaut wurden von *Rubaschk*in (1903) bei *Gallus* eingehend untersucht.

Bezüglich der Homologie der einzelnen Muscheln besteht in der Literatur eine große Meinungsverschiedenheit. Über die vordere

Muschel berichtet Matthes (1934, S. 926): „Die von Plattenepithel bedeckte vordere Muschel soll nach allgemeiner Anschauung eine Bildung sein, die unter allen Wirbeltieren nur den Vögeln zukommt. Als vergleichbare Bildung kämen vielleicht die *Paeconcha* der Krokodile und das Atrioturbinale der Säuger in Frage.“ Peter (1902) bezeichnet die Vorhofsmuschel als eine Bildung „*sui generis*“ (S. 361).

Gegenbaur (1873), Born (1879) und Matthes (1934) betrachten die mittlere Muschel der Aves und die Concha der Reptilien als homologe Gebilde. Beide entsprechen dem Maxilloturbinale der Säuger. Peter (1902) und Beeker (1903) setzen die hintere Muschel der Aves (*Postconcha*) dem Nasoturbinale der Säuger homolog. Matthes (1934) erwähnt auch die Möglichkeit einer Beziehung zwischen dem Riechhügel der Vögel und dem Ethmoidalapparat der Mammalia. Völlig anders wird das Homologieproblem von Mihalkovics (1899), de Beer (1934) und Hoppe (1934) interpretiert. Mihalkovics (1899) sieht die Muschel der Saurier, den Riechhügel der Vögel und das erste Ethmoturbinale der Säuger als gleichwertige Bildungen an. Hoppe (1934) konnte ebenfalls feststellen, daß der Riechhügel der Vögel keine Neubildung darstellt, sondern der Concha der Reptilien entspricht. Die mittlere Muschel der Aves wäre der vorderen Muschel von *Hatteria* homolog. De Beer (1934) kommt zu dem selben Ergebnis wie Hoppe. Als Bezugspunkt verwendet der erstgenannte Autor, soweit vorhanden, das Foramen epiphaniale. Dieses liegt bei *Lacerta* dorsal der Concha nasalis, bei *Passer* (als Beispiel von de Beer 1934 gewählt) ebenfalls im Bereich der „Concha nasalis“. Aus diesem Grunde sieht er in der Concha nasalis der Reptilien und der dritten Muschel der Vögel homologe Bildungen. Zu de Beers Ansicht wäre zu sagen, daß *Passer* nur einen Riechhügel, aber keine voll ausgebildete dritte Muschel besitzt. Die Lage des Foramen epiphaniale scheint meines Erachtens im Vogelschädel nicht fixiert zu sein, da sie von der Ausbildung des Nasenskelettes abhängt, diese aber wiederum durch die Lagebeziehungen der einzelnen Muschel zueinander bedingt ist. Bei *Struthio* z. B. finden wir die Muscheln fast hintereinander angeordnet, bei *Passer* und *Melopsittacus* mehr oder weniger übereinander. Außerdem wäre noch zu beachten, daß die Vereinigung von *Cartilago parietotectalis* und *Cartilago paranasalis* (Stelle an der das Foramen

epiphaniale liegt) nicht in einem Punkt erfolgt, sondern durch eine Gerade an der Kante von Nasendach und seitlicher Nasenwand gegeben ist. Dadurch besteht für das Foramen epiphaniale die theoretische Möglichkeit, entlang der gesamten vorerwähnten Geraden aufzutreten.

Aus dieser kurzen Besprechung geht hervor, daß die von Born (1879) und Matthes (1934) bestätigte Annahme Gegenbaurs (1873) die einzig mögliche Art der Homologisierung darstellt, um so mehr, als uns über die Verhältnisse der Nasenregion der Aves noch sehr wenig bekannt ist.

Beziehungen zur Nasenkapsel weist auch der Sinus antorbitalis auf. Er steht mit der Postconcha bzw. mit dem Riechhügel in Verbindung, ist aber nach Gegenbaur (1873) nicht mit dem Recessus extraconchalis der Krokodile zu homologisieren, da er caudal der eigentlichen Nasenregion liegt. Doch wird sowohl bei Passer als auch bei *Melopsittacus* dieser Sinus in seinem rostralen Abschnitt noch vom Planum antorbitale begrenzt. Außerdem sollte die durch die enorme Augenentwicklung begrenzte Ausdehnungsmöglichkeit der Nasenkapsel in Betracht gezogen werden. Es wäre denkbar, daß dadurch jener Sinus, welcher ursprünglich dem Recessus extraconchalis der Krokodile ähnlich und wahrscheinlich homolog war, innerhalb der Nasenkapsel lag, wie dies z. B. bei *Struthio* in abgeänderter Form der Fall ist. Der Sinus liegt bei dieser Art ontogenetisch fast zur Gänze rostral des Planum antorbitale und wird einerseits von diesem, andererseits von der Cartilago paranasalis und parietotectalis begrenzt. Durch die enorme Augenentwicklung wurde die caudale Grenze der Nasenregion, das Planum antorbitale, nach rostral verlagert, der Sinus verblieb aber in ursprünglicher Lage.

V. Zusammenfassung

1. An der Schädelbasis der Aves können vier Arten des Zusammenschlusses von prae- und postsellaerem Anteil festgestellt werden:

- a) durch eine Basitrabekel = Proc. pterygoideus basisphenoidi (*Columba*),
- b) durch einen Processus infrapolaris allein (*Melopsittacus*),
- c) durch Processus infrapolaris und Basisphenoid (*Gallus*),

- d) durch Processus infrapolaris und Basitrabekel (*Struthio*).
2. Die Schädelbasis wird von autochthonen und dermalen Knochenelementen gebildet. Das Rostrum parasphenoidei ist im Gegensatz zu Kestevens' (1941) Meinung bei *Melopsittacus* sowie bei den anderen untersuchten Arten ein reiner Deckknochen.
 3. Processus infrapolaris und Taenia intertrabecularis sind aller Wahrscheinlichkeit nach als Rudimente eines ehemaligen Bodens der Hypophysegrube anzusehen.
 4. Gallus besitzt im oticalen Teil der Schädelbasis ein Foramen, das an die Fenestra basicranialis posterior der Reptilien erinnert.
 5. Sowohl bei Gallus als auch bei *Melopsittacus* und *Columba* konnte eine Chorda descendens von einer Chorda ascendens unterschieden werden.
 6. Ein Canalis cranio-pharyngicus tritt ontogenetisch bei Gallus, *Columba* und auch bei *Struthio* auf. Letztgenannte Art besitzt auch eine Rachendachhypophyse.
 7. Die occipitale Wirbelanlage reicht bei *Melopsittacus* bis zur Pars cochlearis, bei Gallus und *Columba* liegt sie etwas weiter caudal.
 8. Der Tractus olfactorius läuft bei Passer und *Melopsittacus* in einem Knorpelkanal, der in ontogenetisch späteren Stadien teilweise reduziert wird.
 9. Das Basipterygoidgelenk von Gallus weist in frühen Stadien einen Meniscus auf. Dieser wird während der embryonalen Osteogenese rückgebildet, ist aber wahrscheinlich am Aufbau der Knorpelkappen des Gelenkes beteiligt.
 10. Eine Gelenkbildung zwischen Rostrum parasphenoidei und Pterygoid oder Palatinum, also ein secundäres Gaumengelenk konnte embryonal nicht festgestellt werden.
 11. Am Processus praemaxillaris des Palatinums beobachtet man bei Passer eine lateral gerichtete Knorpelspange. Sie ist als Rudiment des ehemaligen Palatoquadratum anzusehen.
 12. Die Anlage sowie die Ausbildung des unpaaren Vomers von *Melopsittacus* besitzt rudimentären Charakter.
 13. Der Facialisaustritt aus dem Cavum cranii erfolgt:
 - a) durch die Incisura prootica spuria (*Melopsittacus*),

- b) durch die Incisura praefacialis (Struthio),
- c) durch den dorsalen Anteil der Pars cochlearis (Passer).
- 14. Ein Solum conchae tritt bei *Melopsittacus* und stark reduziert auch bei Struthio auf. Es ist eine Bildung der Cartilago paranasalis.
- 15. Passer ist durch die Ausbildung eines Foramen epiphaniale gekennzeichnet. Seine Lage ist nicht konstant, es kann daher nicht als Bezugspunkt für die Homologisierung der Nasenmuscheln verwendet werden.
- 16. Die Lagebeziehung der einzelnen Muscheln zueinander variiert bei den untersuchten Formen. Sie ist durch die Ausbildung der Augen und der dadurch begrenzten Ausdehnungsmöglichkeit der Nasenkapsel bedingt.
- 17. Passer und *Melopsittacus* fehlt die Postconcha (hintere Nasenmuschel), an ihrer Stelle findet man den Riechhügel.
- 18. Passer besitzt eine Cartilago paraseptalis, die dem gleichnamigen Element von *Lacerta* homolog ist.
- 19. Die Homologie des Sinus praeorbitalis der Aves mit dem Recessus extraconchalis der Reptilien wurde von Gegenbaur (1873) abgelehnt, doch haben die Befunde bei Struthio m. E. die Möglichkeit einer Homologie dieser beiden Bildungen bewiesen.
- 20. Bezüglich der Homologie der Nasenmuscheln bin ich nicht de Beers (1934) Ansicht, sondern schließe mich der schon so oft bestätigten Meinung Gegenbaurs (1873) an. Die mittlere Muschel der Aves ist dem Maxilloturbinale der Mammalia und der Concha nasalis der Reptilen gleichzusetzen.

Literatur

Abraham, K.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Melopsittacus undulatus*. Anat. H. 17 (1901). — Barnikol, A.: Korrelationen in der Ausgestaltung der Schädelform bei Vögeln. Gegenbaurs Morph. Jb. 92 (1951). — Beddard, F. E.: Structur and Classification of Birds. London (1898). — Beecker, A.: Vergleichende Stilistik der Nasenregion bei den Sauriern, Vögeln und Säugetieren. Gegenbaurs Morph. Jb. 31 (1903). — De Beer, G. R.: The development of the vertebrate skull. Oxford, Clarendon Press (1937). — De Beer G. R. and Barrington, E. S. W.: The segmentation and chondrification of the skull of the duck. Philos. Trans. Roy. Soc. London 223 (1934). — Berlioz, J.: Recherches ostéologique sur la crane de perroquets. Rev. France Ornith. 11 (1941). — Böhm, M.: Über den Bau des jugendlichen Schädels von *Balaeniceps rex* nebst Bemerkungen über

dessen systematische Stellung und über das Gaumenskelett der Vögel. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **17** (1930). — Brock, G. T.: The morphology of the Ostrich chondrocranium. Proc. Zool. Soc. London, Ser. B, **107** (1937). — Brock, G. T. and R. D. Broom: On the vomerine bones in birds. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B, **3/4** (1931). — Born, G.: Die Nasenhöhlen und Tränennasengänge der amnioten Wirbeltiere. Gegenbaurs Morph. Jb. **5** (1879). — Ders.: Die Nasenhöhlen und Tränennasengänge der amnioten Wirbeltiere. Gegenbaurs Morph. Jb. **8** (1883). — Burlet, H. M. de: Vergleichende Anatomie des stato-acustischen Organes. In: Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere (Bolk-Göppert-Kallius-Lubosch), Bd. **2/3** (1934). — Cords, E.: Beiträge zur Lehre des Kopfnervensystems der Vögel. Anat. H. **26** (1904). — Edgeworth, H.: On the development of the external ocular masticatory and hyoid muscles of *Sphenodon punctatus*. Proc. Zool. Soc. Lond. **3/4** (1931). — Erdmann, K.: Zur Entwicklungsgeschichte der Knochen im Schädel des Huhnes bis zum Zeitpunkt des Ausschlüpfens aus dem Ei. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **36** (1940). — Fischer, E.: Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. Z. Morph. u. Anthrop. **5** (1903). — Frick, H.: Zur Morphogenese der Fenestra rotunda. Verh. Anat. Ges. Marburg **1952**. — Ders.: Über die Aufteilung des Foramen perilymphaticum in der Ontogenese der Säuger. Z. Anat. u. Entw.gesch. **116** (1952). — Froriep, A.: Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Säugetierkopfes. Arch. Anat. u. Physiol., Abt. Anat. (**1902**). — Ders.: Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion (Beobachtungen an Hühnerembryonen). Arch. Anat. u. Physiol., Abt. Anat. **1884**. — Ders.: Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Anat. Anz. **2** (1887). — Ders.: Einige Bemerkungen zur Kopffrage. Anat. Anz. **21** (1902). — Gadow, H. und E. Selenka: Vögel. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Anat. Teil, Leipzig 1891. — Gaupp, E.: Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels. Anat. H. **19** (1902). — Ders.: Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Erg. Anat. u. Entw. gesch. **10** (1900). — Ders.: Die Entwicklung des Kopfskelettes. In: Hertwigs Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklung, Bd. **2/3** (1906). — Ders.: Säugerpterygoid und Echidnapterygoid, nebst Bemerkungen über das Säugerpalatinum und den Processus basipterygoideus. Anat. H. **42** (1911). — Gegenbaur, C.: Über die Nasenmuscheln der Vögel. Jena. Z. Naturw. **7** (1873). — Giebel, C.: Singvögel. Z. ges. Naturw. **47** (1876). — Haller v. Hallerstein: Cerebrospinales Nervensystem (Zentralnervensystem). In: Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere Bolk-Göppert-Kallius-Lubosch Bd. **2/1**, 1934. — Hasse, C.: Zur Morphologie des Labyrinthes der Vögel. Anat. Studien **2** (1871). — Hofer, H.: Untersuchungen über den Bau des Vogelschädels, besonders über den der Spechte und Steiſhühner. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. d. Tiere **69** (1945). — Ders.: Die Gaumenlücken der Vögel. Acta Zoologica (Stockholm) **30** (1949). — Hoppe, H.: Das Geruchsorgan von *Hatteria punctata*. Z. Anat. u. Entw.gesch. **102** (1934). — Horst, C. I. van der: Spinal-

nerven. In: Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere (Bolk-Göppert-Kallius-Lubosch), Bd. 2/1 (1934). — Huxley, T. H.: On the Classification of Birds; and on Taxonomic Value of the Modifications of certain of cranial Bones observable in that Class. Proc. Zool. Soc. Lond. 1867. — Jager, J.: Über die Segmentierung der Hinterhauptsregion und die Beziehungen der Cartilago acrochordalis zur Mesodermcommissur (Vögel). Gegenbaurs Morph. Jb. 56 (1926). — Kallius, E.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Zunge. 2. Teil, Vögel. Anat. H. 28 (1905). — Ders.: Entwicklungsgeschichte des Zungenbeines von *Melopsittacus undulatus*. Anat. H. 31 (1906). — Kesteven, L. H.: The osteogenesis of the base of the Saurian cranium and a search for the parasphenoid bone. Proc. Linn. Soc. N. a. S.-Wales 65 (1940). — Ders.: On certain debatable questions in cranioskeletal homologies. Proc. Linn. Soc. N. a. S.-Wales 66 (1940/41). — Ders.: The ossification of the basisphenoid and presphenoid bones in *Melopsittacus undulatus*. Proc. Linn. Soc. N. a. S.-Wales 67 (1942). — Ders.: The classification of the avian chondrocranium with special reference to that of *Emu*. Proc. Linn. Soc. N. a. S.-Wales 67 (1942). — Krassowsky, S. K.: Zur Morphologie der Spechtschädel. Anat. Anz. 82 (1936). — Kükenthal, W.: Handbuch der Zoologie. Herausg. Krumbach, Bd. 7 (1927). — Lang, Ch.: Über die Ontogenie der Knickungsverhältnisse bei Vogelschädel. Verh. anat. Ges. 50 (1952). — Lang, Ch.: Das Cranium der Ratiten mit besonderer Berücksichtigung von *Struthio camelus* (im Druck). — Maillard, J.: Recherches embryologiques sur *Chatharacta skua* Brunn. Rev. Suisse Zool. 55 (1948). — Marinelli, W.: Vögel. Cranium und Visceralskelett. In: Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere (Bolk-Göppert-Kallius-Lubosch), Bd. 4 (1936). — Matthes, E.: Niedere Sinnesorgane (Geruchsorgan der Vögel). In: Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere (Bolk-Göppert-Kallius-Lubosch), Bd. 2/2, (1934). — Michalcovics, v.: Nasenhöhle und Jacobsohnsches Organ. Eine morphologische Studie. Anat. H. 11 (1899). — Parker, W. K.: On the Osteologie of *Balaeniceps rex*. Trans. Zool. Soc. Lond. 4 (1863). — Ders.: The development of the skull of *Struthio*. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 156 (1866). — Ders.: On the structure and development of the skull of the common fowl (*Gallus domesticus*). Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 159 (1870). — Ders.: On the structure and development of the birds skull. Trans. Linn. Soc. Lond., Ser. II, Zoology, 1 (1876) (1879). — Parker, T. J.: Observation on the anatomy and the development of *Apteryx*. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., Ser. B, 182 (1891). — Ders.: Additional observations on the development of *Apteryx*. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., Ser. B, 183 (1893). — Parrington, F. R.: On the evolution of the mammalian palate. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 230 (1940). — Peter, K.: Anlage und Homologie der Muscheln des Menschen und der Säugetiere. Z. Anat. u. Entw. gesch. 60 (1902). — Pycraft, W. B.: On the Morphology and Phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae). Trans. Zool. Soc. Lond. 15 (1900) Part. 5. — Ders.: Some points on the morphology of the palate of the Neognathae. J. Linn. Soc. Lond. 28 (1901). — Rabl-Rück-

hard, H.: Zur Albrecht-Köllikerschen Streitfrage über die vordere Endigung der Chorda dorsalis. *Anat. Anz.* 1 (1886). — Rathke, H.: Entwicklungsgeschichte der Natter (*Coluber natrix*). Königsberg (1839). — Reinbach, W.: Über den Rest des Parasphenoids bei einem rezenten Säugetier. *Z. Morph. u. Anthropol.* 43 (1951). — Ders.: Zur Entwicklung des Primordialcraniums von *Dasyus novemcinctus* (Linné). *Z. Anat. u. Anthropol.* 44 (1953) Heft 3. — Rubaschkin, W.: Über Beziehungen des Nervus trigeminus zur Riechschleimhaut. *Anat. Anz.* 22 (1903). — Saint Remy, G.: Recherches sur l'extrémité antérieure de la chorde dorsale chez les amniotes. *Arch. Biol. (Fr.)* 14 (1896). — Schinz, H. und R. Zangerl: Über die Osteogenese beim Haushuhn, bei der Haustaube und Haubensteiβfuß. *Gegenbaurs Morph. Jb.* 80 (1937). — Smith, G.: The middle ear and columella of bird. *J. microsc. Soc.* 48 (1904). — Sonies, F.: Über die Entwicklung des Chondrocraniums und der knorpeligen Wirbelsäule der Vögel. Petrus Camper, Needl. bijtragen tot de anat., 4 (1907). — Starck, D.: Beobachtungen an der Trigeminusmuskulatur der Nashornvögel nebst Bemerkungen über einige Besonderheiten des Vogelschädels und über die Kiefermuskulatur im allgemeinen. *Gegenbaurs Morph. Jb.* 84 (1940). — Stellbogen, N.: Mittleres und inneres Ohr vom Waldkauz. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* 19 (1930). — Stresemann, E.: Aves. In: *Handb. d. Zool.* Herausg. Kükenthal, 7/2 (1927—1934). — Suschkin, P.: Zur Morphologie des Vogelskelettes. 1. Schädel von *Tinnunculus*, 2. Vergleichende Osteologie der normalen Tagraubvögel (*Accipitres*) und die Frage der Klassifikation. *Nov. Memm. Soc. Imper. Nat. Moscou*, Tomme 16, 1899—1905. — Ders.: Veränderung des primordialen Kiefergelenkes und Hyoidapparats beim Übergang von den Fischen zu den Tetrapoden. *Biol. Z.* 1 (1910). — Technau, G.: Die Nasendrüsen der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Morphologie der Nasenhöhlen. *J. Ornith.* 84 (1936). — Tonkoff, W.: Zur Entwicklungsgeschichte des Hühnerschädels. *Anat. Anz.* 18 (1900). — Turkewitsch, B.: Zur Anatomie des Gehörorganes der Vögel (Canales semicirculares). *Z. Anat. u. Entw.gesch.* 103 (1934). — Versluys, J.: Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. d. Tiere*, 12 (1898). — Ders.: Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern. Ein Beitrag zur Kenntnis der schalleitenden Apparate und des Zungenbeinbogens bei den Sauropsiden. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. d. Tiere*, 19 (1904). — Das Skelett. In: *Vergl. Anat. d. Wirbelt.* (Ihle, Nierstraß, van Kampen, Versluys). Berlin 1929. — Weidenreich, F.: Die Sonderform des Menschenschädels als Anpassung an den aufrechten Gang. *Z. Morph. u. Antrop.* 24 (1924). — Weiß, A.: Die Entwicklung der Wirbelsäule der weißen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel. *Z. wiss. Zool.* 69 (1901). — van Wijhe, J. W.: Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam (1882). — Ders.: Über die Somiten und Nerven im Kopf von Vögel- und Reptilembryonen. *Zool. Anz.* 9 (1886). — Ders.: Aves chondrocranium. *Proc. 7 int. Congr. Zool. Boston, Mass.*, 1910 (zit. nach de Beer 1937). — Ders.: The development of the chondrocranium of *Squalus*. *Bijdr. Dierk.* 22 (1922) (zit. nach de Beer 1937).

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Graz
(Vorstand: Prof. Dr. Anton Hafferl)*

Die tiefe Facialismuskulatur und die Hyoidverbindung des Musculus biventer der Säugetiere

Von

Walter Thiel

Mit 13 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 29. März 1954)

Eine seltene Varietät des hinteren Biventerbauches, die anlässlich einer Vorlesungspräparation gefunden wurde und an anderer Stelle beschrieben werden wird, war die Veranlassung, erneut die tiefe Facialismuskulatur und die Hyoidverbindung des M. biventer der Säugetiere zu vergleichen.

Toldt versuchte das Problem der Hyoidverbindung dadurch einem gewissen Verständnis zuzuführen, daß er es mit der Verarbeitung der Nahrung in Beziehung setzte. Er fand demgemäß, daß die Zungenbeinverbindung vorzugsweise den Pflanzenfressern zukommt, während der vom Hyoid ganz freie Muskel den Fleischfressern eigen ist. Bijvoet kritisiert diese Anschauung folgenderweise: „Allein wir finden innerhalb einer Familie, wo die Nahrungsverhältnisse nicht so beträchtlich wechseln, sowohl die wahren als die falschen nicht mit dem Zungenbein verbundenen Muskeln, so z. B. bei den Nagern, wo der Digastricus von *Lepus*, *Dolichotis*, *Cavia*, *Hydrochoerus* gar keine, derjenige von *Sciurus*, *Mus* und *Cricetus* eine schön ausgebildete Hyoidverbindung besaß. *Ateles* der fast nur pflanzliche Kost zu sich nimmt, zeigt einen Digastricus ohne, die meisten übrigen omnivoren Primaten einen mit Verbindung mit dem Zungenbein. Die größten

Schwierigkeiten bereiten uns die Marsupialier, denn die herbivoren Macropodinae besitzen einen Digastricus, der eigentlich einer rein orthalen Kieferbewegung entspricht, denn die dünne Sehnenverbindung, welche oberflächlich über dem *M. mylohyoideus* ausstrahlt, ist wohl anatomisch nachzuweisen, kann aber keine funktionell bedeutungsvolle sein.“ Nach dieser Kritik ist es offensichtlich, daß der Erklärungsversuch von Toldt nicht recht befriedigt. Auch Dobson versucht die sehr abweichenden Formen funktionell zu erklären, indem er sie mit den verschiedenen Einstellungen des Kopfes beim Schluckakt in Verbindung bringt. Obwohl dies eine sehr plausible Abhängigkeit ist, wird sie von Parsons kritisiert und festgestellt, daß auch sie nicht für alle Tiere zutreffend sei. Aber selbst wenn diese Erklärungsversuche ausnahmslos gelungen wären, so würden sie sich lediglich auf die primäre, selbstdienliche Zweckmäßigkeit gründen und uns keine Erklärungen im Sinne des Kausalprinzipes, sondern nur bestenfalls ein Verständnis der Zusammenhänge geben. Die bei finalistischer Betrachtungsweise häufig auftretenden Dysteleologien, die sich einer bestimmten Zweckmäßigkeit nicht zwanglos unterordnen lassen, weisen darauf hin, daß die Erhaltung und Verwendung einmal entstandener Formen oder der Ursachen, die zu ihnen führten, auch unter Umständen allein für die Formgebung verantwortlich sein können.

Außer Toldt und Dobson befaßten sich auch andere namhafte Autoren mit der Vergleichung der Muskulatur des Hyoidbogens und des *M. biventer*, von denen wohl nur mehr die Ansichten der jüngeren Gruppe zur Debatte steht, die der Bedeutung der Nervenversorgung für die Homologie der Muskeln entsprechend Rechnung trägt. Hierher gehören Gegenbaur, Ruge, Fürbringer, Bijvoet, Edgeworth und Huber, auf die später noch einzugehen sein wird. Bijvoet wies bei den Säugetieren in jedem Falle die bineure Natur des *M. biventer* nach und somit ist der vordere Bauch nur soweit von Interesse, als durch ihn ein Verständnis des Verhaltens des hinteren Bauches oder der Hyoidverbindung des *M. biventer* gewonnen werden kann.

Für diese erneute Vergleichung können aus der Literatur nur jene Beschreibungen verwertet werden, die mit hinreichender Deutlichkeit die gesamte tiefe Facialismuskulatur berücksichtigen. Es seien folgende Beschreibungen knapp wiedergegeben:

Perissodactylen

Equus caballus

Der M. jugulomandibularis, der von den meisten Autoren zum hinteren Biventerbauche gerechnet wird, entspringt als kräftiger Muskel gemeinschaftlich mit dem Venter mastoideus m. biventeris und den M. mastoideohyoideus am Processus jugularis seu paroccipitalis und setzt am Unterkieferwinkel an. Der Venter mastoideus m. biv. verbindet sich durch eine schlanke, rundliche Sehne, welche die gabelig gespaltene Sehne des M. stylohyoideus durchbohrt, mit dem vorderen Bauche (Venter mandibularis). Der M. mastoideohyoideus seu jugulohyoideus entspringt am Proc paroccipitalis und endet am Winkel des Stylohyale (Martin; Anatomie der Haustiere).

Keine eigene Hyoidverbindung.

M. mastoideohyoideus vorhanden.

Artiodactylen

Non-Ruminantien

Hippopotamus

Der M. biventer entspringt mit seinem hinteren Bauche am Proc. paroccipitalis und ist durch eine quere Inscription mit dem vorderen Bauche verbunden, der neben einem M. hyomentalis liegt. Eine Hyoidverbindung geht weder aus der Zeichnung noch aus der Beschreibung hervor. (Humphry; On the disposition of muscles in vertebrate animals.)

Ein M. mastoideohyoideus soll nach Leche vorhanden sein. Der M. stylohyoideus entspringt am Proc. paroccipitalis, kreuzt den M. biventer lateral und setzt teils am Hyoid an, teils geht er in den Hyomentalmuskel über.

Sus scrofa

Der M. biventer besteht nur aus einem Bauche, der vom N. mylohyoideus innerviert wird. Von seinem hinteren Ende zweigt sich regelmäßig ein Sehnenbündel ab, welches schief nach vorne und medial verläuft und in den M. mylohyoideus eingeht. An Stelle des hinteren Bauches ist nur eine Sehne vorhanden. Eine Hyoidverbindung besitzt er nicht (Toldt). Ein M. stylohyoideus ist vorhanden und der M. mastoideohyoideus ist rudimentär ausgebildet (Ellenberger-Baum).

Ruminantien

Bos taurus

Der M. biventer ist zweibäuchig mit runder Zwischensehne, die sich durch einen oral vom Hyoid gelegenen Sehnenbogen mit jener der anderen Seite vereinigt. Von diesem entspringen die vorderen Bäuche, die in den Medianebenen zusammenstoßen und eine vollständige Schicht bilden (Bijvoet). Der M. stylohyoideus entspringt mit dünner Sehne am Stylohyale, überkreuzt den M. biventer etwas hinter seiner Zwischensehne und setzt am Basihyale an.

Ein M. mastoideohyoideus ist ausgebildet.

Eine Hyoidverbindung ist nicht vorhanden.

Insektivoren

In der Veröffentlichung „Die Kaumusculatur der Insektivoren“ von Fiedler finden wir für die späteren Überlegungen eine Reihe sehr brauchbarer Beschreibungen, die hier in Kürze, soweit sie hier von Bedeutung sind, dargestellt werden sollen.

Podogymnura truei

Der Digastricus posterior entspringt am Proc. paroccipitalis, sowie ventral und medioventral davon und bildet mit dem lateralen Anteil des Dig. ant. einen Digastricus spurius (Bijvoet). Der mediale Anteil des Digastricus anterior entspringt an einer Sehnenplatte, welche sich aus dem Bereich der sehnigen Inscription bogenförmig einige Millimeter vor dem Zungenbein mit jener der anderen Seite vereinigt. Ein M. stylohyoideus ist vorhanden. Eine Hyoidverbindung besteht also nicht. Der M. mastoideohyoideus entspringt unmittelbar medial vom M. digastricus am Proc. paroccipitalis und inseriert am Stylohyale.

Erinaceus europaeus

Der Digastricus posterior entspringt vom Proc. paroccipitalis und geht durch eine sehnige Inscription vom Digastricus anterior geschieden in diesen über. Der Digastricus anterior hat die gleichen Lageverhältnisse, wie die laterale Partie dieses Muskels bei Podogymnura zeigt. Eine mediale Partie fehlt. Aus dem Bereich der Inscription kommt eine an ihrem Rostralrand von einigen Muskelfasern begleitete Sehnenplatte, die sich vor dem Hyoid mit der der anderen Seite und mit der Raphe zwischen den beiden M. mylohyoidei vereinigt.

Ein M. stylohyoideus ist nicht ausgebildet.

Eine Hyoidverbindung fehlt.

Der M. mastoideohyoideus entspringt medial und rostral der Ursprungssehne des Digastricus posterior, größtenteils schon im Bereich des Petrosus und setzt am Stylohyale an.

Solenodon paradoxus

Der M. digastricus stellt einen einheitlichen spindelförmigen Muskel mit undeutlicher Inscription dar (Digastricus spurius, Bijvoet). Das Ursprungsgebiet nimmt im wesentlichen die Lateralfäche des Petrosus ein und erstreckt sich bis zum wenig erhabenen Proc. paroccipitalis. Eine Hyoidverbindung besitzt er nicht. Der M. stylohyoideus entspringt kaudal vom Meatus acusticus externus und setzt am Zungenbein an.

Der M. mastoideohyoideus liegt medial vom Digastricus und setzt am Stylohyale an.

Tenrec ecaudatus

Der M. digastricus entspringt sehnig vom Proc. paroccipitalis sowie fleischig medial davon und verläuft als scheinbar einheitlicher spindelförmiger Muskel zur Mandibula vor dem Masseteransatz. Er weist zwei

Inscriptionen auf, eine auf der Höhe des Ohres und eine rostral vom Zungenbein. Das Mittelstück wird vom N. facialis innerviert.

Eine Hyoidverbindung besteht nicht.

Ein M. mastoideohyoideus und stylohyoideus sind vorhanden.

Hemicentetes semispinosus

Der M. digastricus besteht aus zwei deutlich getrennten Bäuchen, von denen sich der hintere Bauch unter einen Winkel mit seinem vorderen Ende in die laterale Seite des vorderen Bauches knapp nach dessen Ursprung am Zungenbein einsenkt. Bei den von Dobson abgebildeten Verhältnissen ändert sich dabei die Faserrichtung des vorderen Bauches an dieser Stelle, während dies nach Fiedler nicht geschieht. Oberflächliche Fasern des Sternohyoideus gehen ohne Grenze in den vorderen Bauch über. Der hintere Bauch entspringt lateral von den Condylen bis zum dorsalsten Punkt des Porus acusticus externus.

Eine unmittelbare Hyoidverbindung des hinteren Bauches existiert nicht, da der vordere Bauch diese Verbindung herstellt (in diesem Falle ohne Benutzung einer Aponeurose).

Ein medial vom Digastricus entspringender M. mastoideohyoideus, der zum Stylohyale zieht, und ein M. stylohyoideus sind vorhanden.

Galemys pyrenaica

Der M. digastricus entspringt zwischen dem Condylus und dem Foramen stylomastoideum. Der sich nach vorne stark verjüngende Muskel trägt etwas hinter dem Masseterrande eine sehnige Inscription, wodurch er in seine zwei Bäuche zerfällt. Ein M. stylohyoideus wurde nicht beschrieben. Eine Hyoidverbindung besitzt er nicht; der M. mastoideohyoideus liegt medial vom Digastricus als breiter, flacher Muskel und konvergiert gegen den Ansatz am Stylohyale.

Talpa europaea

Der M. digastricus ist nur durch eine undeutliche Inscription, die nach Fiedler medial vom M. stylohyoideus liegen soll, in zwei Bäuche getrennt. Aus der Gegend der Inscription kommt ein sehniger Zug, der bald in ein breites, unter dem M. mylohyoideus gelegenes Muskelbündel übergeht, welches sich mit dem der anderen Seite kreuzt und sich zur Ansatzsehne des vorderen Digastricusbauches der anderen Seite begibt. Diese beiden Muskelbündel, die eine mediale Partie des vorderen Bauches darstellen, liegen in einer Bindegewebsplatte, die nach hinten hin scharf begrenzt ist. Eine Hyoidverbindung existiert nicht. Ein mit dem hinteren Bauche stark verwachsener M. mastoideohyoideus ist ausgebildet und gewinnt am Stylohyale Ansatz. Der M. stylohyoideus hat sein Ursprungsgebiet unmittelbar rostral von dem des Digastricus und verläuft zunächst auch gemeinsam mit dem kaudalen Bauche. Mit dieser Beschreibung und den Abbildungen von Fiedler decken sich meine Untersuchungsergebnisse nicht ganz, denn ich fand eine recht deutliche, sehnige Inscription, die den M. stylohyoideus von Fasern trennt, welche aus diesem Bereich schon eindeutig zum Stylohyale

ziehen. Hier hat sich also der *M. stylohyoideus* mit dem *M. mastoideohyoideus* breiter verbunden als man es bei der Katze oder Ziege findet. Er inseriert sehnig am Zungenbein.

Sorex indicus

Der Digastricus ist ein scheinbar einheitlicher, spindelförmiger Muskel, welcher durch eine Inscription in seine zwei Bäuche geteilt wird. Der hintere Bauch ist kurz und entspringt am Proc. paroccipitalis. Eine Hyoidverbindung besitzt er nicht. Ein *M. mastoideohyoideus* ist vorhanden und der *M. stylohyoideus* kreuzt den vorderen Bauch.

Elephantulus myurus jamesonii

Der hintere Bauch des Digastricus entspringt noch vom Petrosum kaudal der Bulla tympanica und geht durch eine kurze Zwischensehne in den vorderen Bauch über. Aus dieser Zwischensehne strahlt eine dünne, durchsichtige Faserlage vor dem Hyoid in den *M. mylohyoideus* ein, ohne die Medianlinie zu erreichen. Als Hyoidverbindung kann dies nicht bezeichnet werden. Der *M. stylohyoideus* entspringt unmittelbar ventral vom Meatus acusticus externus, kreuzt den Digastricus lateral und inseriert teils am Zungenbein, teils strahlt er ebenfalls in die Fascie des *M. mylohyoideus* ein.

Ein *M. mastoideohyoideus* wird weder als fehlend (obwohl dies in der gleichen Veröffentlichung von Fiedler bei anderen Tieren ausdrücklich geschieht) noch als vorhanden angegeben.

Tana tana tana

Der hintere Digastricusbauch entspringt am Petrosum und Proc. paroccipitalis. Seine mehrere Millimeter lange Zwischensehne vereinigt sich mit jener der anderen Seite durch einen unter dem *M. mylohyoideus* gelegenen Sehnenbogen, von dem ebenso, wie von der Zwischensehne, die Muskelbündel des vorderen Digastricusbauches entspringen, so daß sie sich in der Medianlinie berühren. Von dem hinteren Rande des Sehnenbogens erstreckt sich eine Bindegewebsplatte bis zum Hyoid. Diese Hyoidverbindung hat nichts mit dem hinteren Biventerbauche zu tun.

Der *M. mastoideohyoideus* ist ein vom Digastricus gedeckter kleiner Muskel, der am Stylohyale sehnig inseriert.

Der *M. stylohyoideus* umgreift mit zwei Armen den *M. digastricus* im Bereich der Zwischensehne und inseriert lateral vom *M. mylohyoideus*.

Tupaia javanica

zeigt ähnliche Verhältnisse wie Tana.

Tarsius philippinensis

Da die Beschreibung Fiedlers im Hinblick auf die Bindegewebsverbindung des *M. biventer* sowie auch auf den *M. mastoideohyoideus* gewisse Unklarheiten bietet, muß ich auf dieses Tier verzichten.

Potos flavus

Der M. digastricus ist ein sehr kräftiger, spindelförmiger Muskel ohne Zwischensehne. Der hintere Bauch entspringt vom Proc. paroccipitalis und davor. Ungefähr in der Mitte befindet sich eine deutliche Inscription.

Eine Hyoidverbindung besitzt er nicht.

Ein am Stylohyale inserierender M. mastoideohyoideus ist vorhanden.

Ein M. stylohyoideus wurde nicht beschrieben.

Carnivoren

Putorius vulgaris

Da die Befunde der Carnivoren, unter denen auch *Putorius vulgaris* untersucht wurde, sehr übereinstimmend waren, beschreibt Bijvoet den M. biventer zusammenfassend folgendermaßen: „der sehr kräftige Biventer verlief vom Proc. jugularis oder von der Bulla tympanica mit geringer lateraler Konkavität zum Unterkieferrand, wo er sich meist unmittelbar vor der Insertion des M. masseter festheftete“. „Der Digastricus war kräftig, einheitlich ohne Zungenbeinverbindung und meistens mit deutlicher Inscription.“ Ein M. stylohyoideus kam allen Raubtieren zu, ausgenommen den Musteliden. Aus der embryologischen Untersuchung Voits geht hervor, daß ein M. mastoideohyoideus ausgebildet ist, auf den später noch zurückzukommen sein wird.

Canis familiaris

Der M. biventer entspringt am Proc. paroccipitalis, zieht als rundlicher, dicker Muskel nach vorn und inseriert an der Außenfläche der Mandibula in der Gegend der hinteren Backenzähne. Durch eine im hinteren Drittel des Muskels liegende Zwischensehne oder deutliche Inscriptio tendinea zerfällt er in den hinteren und vorderen Bauch. Der hintere Bauch wird durch einen Ast des N. facialis versorgt, der nach Verlassen des Foramen stylomastoideum ein kurzes Ästchen an den M. mastoideohyoideus abgibt. Eine Hyoidverbindung besitzt der Muskel nicht.

Der M. mastoideohyoideus ist ein kurzer Muskel, der gemeinsam mit dem M. biventer am Proc. paroccipitalis entspringt und am hinteren Rande des obersten Abschnittes des Stylohyale inseriert. Der M. stylohyoideus ist beim Hunde sehr variabel. In den Fällen, wo er noch gut ausgebildet ist, stellt er ein dünnes Muskelbändchen dar, das an dem obersten Teil des Stylohyale entspringt, quer über die Außenseite des M. biventer abwärts verläuft und mit einer zarten Endsehne am Corpus ossis hyoidis inseriert. In anderen Fällen ist der Muskel distal stark verkürzt und zuweilen distal dem M. biventer angelagert, so daß er nur noch ein ganz kurzes Muskelchen bildet, das vom Stylohyale zum oberen Rand des M. biventer zieht (Huber).

Felis leo

Der M. biventer entspringt mit seinem hinteren Bauche am Proc. paroccipitalis und setzt mit seinem vorderen Bauche an der Mandibula

vor dem Masseteransatz bis nahezu an die Symphysis menti hin an. Eine weit dorsal und schräg liegende Inscriptio tendinea trennt die beiden Bäuche. Eine Hyoidverbindung ist nicht vorhanden. Der M. stylohyoideus entspringt an der lateralen Seite des kranialen Endstückes des beweglich an den Schädel gefügten Griffelfortsatzes, kreuzt die laterale Fläche des M. biventer und trifft in der Medianlinie so mit den Muskelfasern der anderen Seite zusammen, daß die hinteren unmittelbar ineinander übergehen (8 cm vor dem Hyoid), während die vorderen sich kreuzen und sich dem hinteren Rande der entgegengesetzten Hälfte des M. mylohyoideus anfügen.

Ein kurzer M. mastoideohyoideus ist vorhanden (Toldt).

Simiae

Simia satyrus

Wie Sandifort, Owen, Bischoff u. a. feststellten, fehlt dem Orang der vordere Bauch des M. biventer. Der vorhandene Muskel besitzt keine Inscriptio und wird ausschließlich vom N. facialis versorgt, so daß er als Venter posterior des M. biventer bezeichnet werden muß. Die Ursprungsstelle dieses Muskels befindet sich an dem unteren Abschnitt der Pars mastoidea des Schläfenbeins. Toldt schreibt: „Der leicht abgeplattete Fleischbauch verschmälert sich in seinem Zuge nach vorn und unten nicht unbeträchtlich und geht in eine platte, derbe Sehne über, welche sich am Bug des Kieferwinkels an der distalen Seite des Knochenrandes, in unmittelbarem Anschluß an dem M. pterygoideus internus anheftet. Der Übergang in die Sehne erfolgt in den meisten Fällen in der Weise, daß sich an der nach unten gekehrten Seite des Muskels ein Sehnenspiegel entwickelt, an dessen lateraler und medialer Seite die Fleischbündel noch eine Strecke weit fortlaufen“. „Der Fleischkörper ist von einer verhältnismäßig dicken und dicht gewebten Fascie bedeckt, welche mit den intramuskulären Bindegewebe sehr fest verbunden ist und sich auch auf die Sehne fortsetzt“. Die Ränder der Sehnen „sind jedoch keineswegs frei und scharf begrenzt; namentlich steht der untere, beziehungsweise mediale Rand der Sehne in kontinuierlicher Verbindung mit der sehr kräftigen Pars angularis fasciae colli, mit der Fascienbekleidung und der Sehne des M. stylohyoideus und durch diese fibrösen Membranen mittelbar mit dem Zungenbein“.

Der M. biventer erhält also durch eine Bindegewebsformation eine Hyoidverbindung, die dem hinteren Bauch zum großen Teil selbst angehört, was besonders aus den Abbildungen hervorgeht. Ein m. stylohyoideus ist vorhanden. Der M. mastoideohyoideus fehlt (Toldt).

Troglodytes niger

Der spindelförmige, kleinere, hintere Bauch entspringt in der Incisura digastrica des Os temporale, zieht nach medial und ventral und geht in eine Sehne über, die nicht vom M. stylohyoideus umgriffen wird und erreicht so das Os hyoides. Die beiden vorderen Bäuche, die teilweise von der Zwischensehne entspringen, schließen in ihrem aboralen Bereich mehr oder weniger aneinander an und es scheinen die medialsten

Fasern direkt am Körper des Hyoid anzusetzen. Eine Aponeurosis suprahyoidea ist vorhanden. Der M. stylohyoideus entspringt an der Basis der Styloides-Apophyse, kreuzt bei seinem Verlauf die innere Fläche der Zwischensehne des M. biventer und befestigt sich am Körper des Os hyoides in der Nachbarschaft des Ursprunges des großen Hornes. Eine Aufspaltung besitzt er nicht (Sperino). Eine Hyoidverbindung des hinteren Bauches ist also vorhanden. Ein M. mastoideohyoideus wurde nicht beschrieben.

Die Beschreibung der Literatur über die Muskulatur der primitiven Säuger wird am Orte ihrer Diskussion erfolgen.

Eigene Untersuchungen

Chiropteren

Rhinolophus ferrum equinum (Schreb., Abb. 1)

Der M. biventer¹⁾ entspringt am Proc. paroccipitalis und setzt an der Mandibula knapp vor dem Ansatz des M. masseter fleischig an. Seine beiden Bäuche formen einen gleichmäßig dicken Muskel, der nur durch eine zarte, aber durchgehende Inscriptio tendinae ungefähr in der Mitte unterteilt wird (Diga-

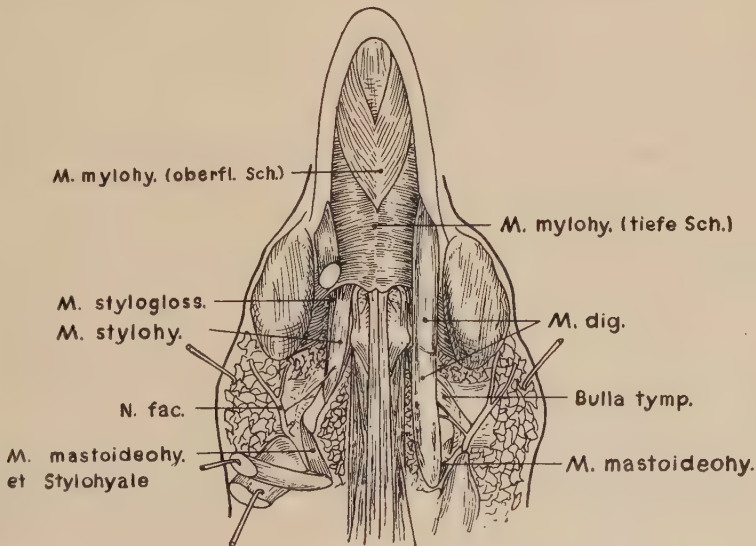


Abb. 1. *Rhinolophus ferrum equinum* (4 fache nat. Größe)

¹⁾ In den Abbildungen wurde der Kürze wegen die Bezeichnung Digastricus anterior (Dig. ant.) für den Venter mandibularis musculi biventeris und Digastricus posterior (Dig. post.) für den hinteren Biventerbauch (Venter mastoideus musculi biventeris) verwendet.

stricus spurius, Bijvoet). Während seines ganzen Verlaufes zeigt er keine wie immer geartete Verbindung mit dem Zungenbein.

Der *M. mastoideohyoideus* ist gut ausgebildet und entspringt zusammen mit dem *M. biventer* und von ihm gedeckt vom *Proc. paroccipitalis*. Er setzt am *Stylohyale* an, welches genau wie der Muskel die *Bulla tympanica* breitflächig berührt.

Der *M. stylohyoideus* entspringt am *Stylohyale* und setzt am *Cornu branchiale primum* an, wo seine Muskelfasern den *N. hypoglossus* umfassen.

Der *M. mylohyoideus* ist zweischichtig angeordnet. Die tiefliegende Schicht zeigt die übliche Konfiguration dieses Muskels bei höheren Säugern. Sie reicht vom *Hyoid* bis fast zum vorderen Drittel des *Corpus mandibulae* und hat transversalen Faserverlauf. Die oberflächliche Schicht zeigt mehr sagittalen Faserverlauf. Sie entspringt am Kiefer vor der tiefen Schicht und zieht nach rückwärts gegen die Medianlinie hin, wo sie sich im mittleren Drittel des Unterkiefers an der Raphe des *M. mylohyoideus* und der danebengelegenen Muskulatur ansetzt.

Die Innervation des hinteren *Biventerbauches* erfolgt durch ein selbständiges Ästchen aus dem *N. facialis*, welches bald nach dessen Austritt aus dem Schädel abgeht. Der vordere Bauch erhält ein Ästchen aus dem *N. mylohyoideus*.

Der *M. mastoideohyoideus* wird von einem feinen Ästchen innerviert, welches unmittelbar nach dem Austritte des *N. facialis* von ihm abgeht. Der *M. stylohyoideus* erhält ein völlig selbständiges Ästchen des *N. facialis*, dessen Abgang ein beachtliches Stück distal vom Ast für den hinteren *Biventerbauch* erfolgt.

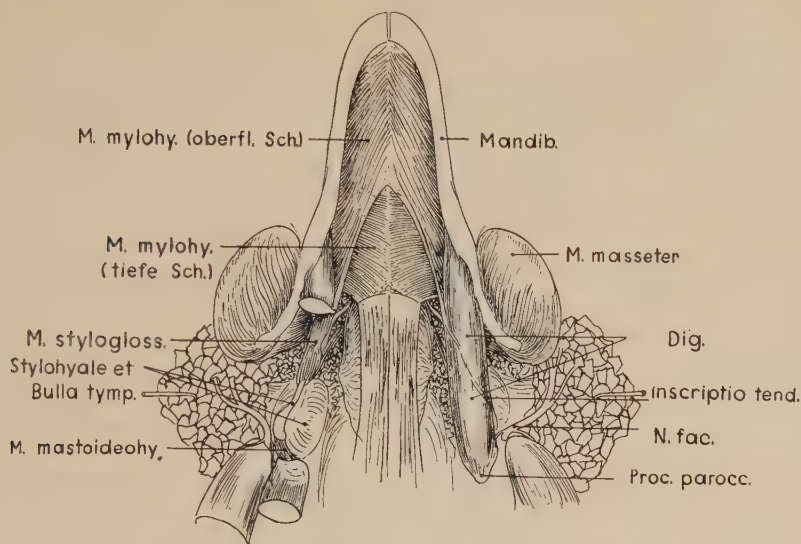
Rhinolophus hipposideros (Bechst.)

Die Verhältnisse sind die gleichen wie bei *Rhinolophus ferrum equinum*.

Nyctalus noctula (Abb. 2)

Bis auf eine Besonderheit sind die Verhältnisse bei *Nyctalus* in prinzipieller wie formaler Hinsicht ganz die gleichen wie bei *Rhinolophus*. Nur fehlt *Nyctalus* ein eigentlicher *M. stylohyoideus*.

Dafür finden wir aber unter dem *M. mylohyoideus* einen sehnenartigen Streifen, der von der medialen Seite des vorderen Endes des hinteren *Biventerbauches* beginnt und an der kaudalen Fläche des *M. mylohyoideus* nach vorne medial zieht, um sich ungefähr

Abb. 2. *Nyctalus noctula* (4fache nat. Größe)

in der Mitte der Längsausdehnung des *M. mylohyoideus* mit jenem der anderen Seite zu vereinigen. Dadurch erhält wohl auch die oberflächliche Lage des *M. mylohyoideus* einen etwas anderen Verlauf als bei *Rhinolophus*, so daß die Bündel der oberflächlichen Schicht einen parallelen Verlauf zu dem eben beschriebenen Sehnenstreifen nehmen. Gerade durch die außerordentliche Ähnlichkeit in den übrigen Punkten wird in schöner und recht eindeutiger Form demonstriert, welche Formbildungen der aufgenommene *M. stylohyoideus* verursachen kann. Zu einer Hyoidverbindung ist es deswegen nicht gekommen, weil der Hyoidansatz des *M. stylohyoideus*, wie später noch dargelegt werden wird, eine erst erworbene Eigenschaft ist und die Beziehung zur medianen ventralen Aponeurose das Ursprüngliche ist.

Ob eine solche hier bis nach hinten zum Zungenbein zurück ausgebildet ist, ist schwer zu sagen, denn bei entsprechend dünnem Zustand ist sie natürlich von der Fascie des *M. mylohyoideus* nicht mehr zu unterscheiden.

Rodentien

Mus decumans (Abb. 3)

Der *M. biventer*, der vom Processus paroccipitalis entspringt und an der Mandibula im vorderen Viertel vor dem massigen

M. masseter ansetzt, hat eine deutliche Zwischensehne, die einen dünnen, sehnigen Bogen formt, der beide Zwischensehnen an der Unterfläche des M. mylohyoideus miteinander verbindet. An dem oralen Rande dieses Bogens entspringen ebenso wie direkt an

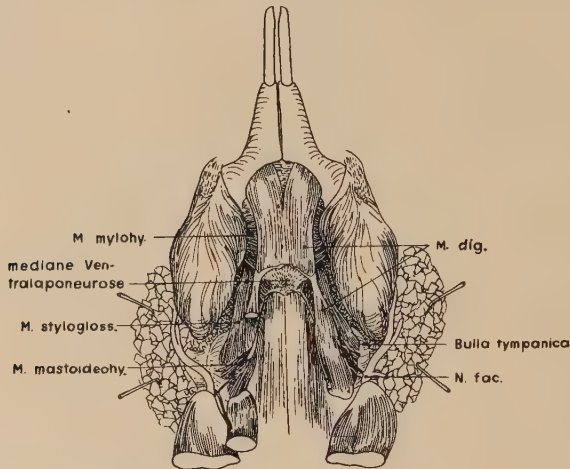


Abb. 3. *Mus decumans* ($1\frac{1}{2}$ fache nat. GröÙe)

der Zwischensehne Muskelbündel der beiden vorderen Bäuche, die im aboralen Bereich aneinanderschließen und sich nur knapp vor ihrem Ansatz trennen. An der aboralen Seite des Sehnensbogens, welcher die beiden Zwischensehnen verbindet, ist eine mediane, ventrale Aponeurose befestigt, welche man bereits bei den Fischen findet. Sie verbindet sich mit dem Hyoid. Der M. stylohyoideus hat von Haus aus zu dieser Aponeurose Beziehung. Spaltet er sich daher vom hinteren Bauche nicht ab, so ist es möglich, daß der hintere Bauch durch ihn die Neigung erhält, sich mit dem Hyoid unter Vermittlung der Aponeurose zu verbinden. Da aber auch der M. mylohyoideus und damit der vordere Bauch Beziehungen zu dieser Aponeurose besitzt, so könnte auch auf diesem Wege eine derartige Hyoidverbindung zustande kommen. Im Einzelfall ist es oft schwer, die detaillierten Faktoren festzustellen und wir müssen uns begnügen, erkannt zu haben, daß diese Hyoidverbindung nicht vom hinteren Bauche selbst ausgeht.

Der M. mastoideohyoideus wird von kaudal her größtenteils vom hinteren Biventerbauche gedeckt. Er entspringt am Proc. paroccipitalis und an einer Membran, welche auf der Bulla tympanica

gelegen, sehr leicht auf ihr verschieblich ist und setzt an der Spitze des Cornu branchiale primum an. Am Ursprung sind M. mastoideohyoideus und hinterer Biventerbauch miteinander verwachsen. An dieser die Bulla tympanica deckenden Membran entspringt auch etwas vor dem M. mastoideohyoideus der M. styloglossus.

Ein M. stylohyoideus ist nicht ausgebildet.

Die Innervation des hinteren Biventerbauches erfolgt durch einen kleinen Ast, welcher vom N. facialis abgeht, bald nachdem dieser das Foramen stylo-mastoideum verlassen hat. Der Ast betritt den Muskel etwas hinter dessen Mitte. Der M. mastoideohyoideus erhält ein sehr feines Facialisästchen, das noch etwas proximaler abgeht.

Lepus timidus (Abb. 4)

Bei diesem Tiere fand ich eine Varietät. An der Sehne, die nach Bijvoet an Stelle des hinteren Bauches ausgebildet ist, setzt beiderseits ein kleiner, accessorischer Muskel an, der am Stylohyale unweit des Processus paroccipitalis fleischig entspringt und dort mit dem M. stylohyoideus verwachsen ist. Dieser entsteht an einem sehnigen Streifen, welchen man bis zum Proc. paroccipitalis zurückverfolgen kann, wenn man ihn vom Stylohyale, an dem er haftet, abpräpariert hat. Der M. stylohyoideus überkreuzt die Sehne des M. biventer und setzt an der Spitze des großen Zungenbeinhornes (Cornu branchiale primum) an. Die rundliche Sehne des M. biventer entspringt am Proc. paroccipitalis und geht vorn in einen dreieckig geformten, flachen Muskelbauch über, der seiner Innervation gemäß allein einem vorderen Biventerbauche entspricht. Dieser setzt an der Mandibula vor dem M. masseter bis zur Symphysis menti hin an.

Der M. styloglossus ist in zwei dicht nebeneinanderliegende Individuen zerfallen, ähnlich wie der M. stylopharyngicus, von dem der kraniale Bauch am Keratohyale ansetzt.

Beim Kaninchen wird von Krause ein M. stylohyoideus major s. stylohyoideus beschrieben, der am Proc. paroccipitalis entspringt, als kleiner rundlicher Muskel die Sehne des M. biventer überkreuzt und an der Spitze des Cornu majus ossis hyoidis ansetzt. Außerdem wird von ihm noch ein M. stylohyoideus minor erwähnt, der dünn, rundlich und schwächer als der erste ist, medianwärts von ihm und der Biventersehne und damit tiefer

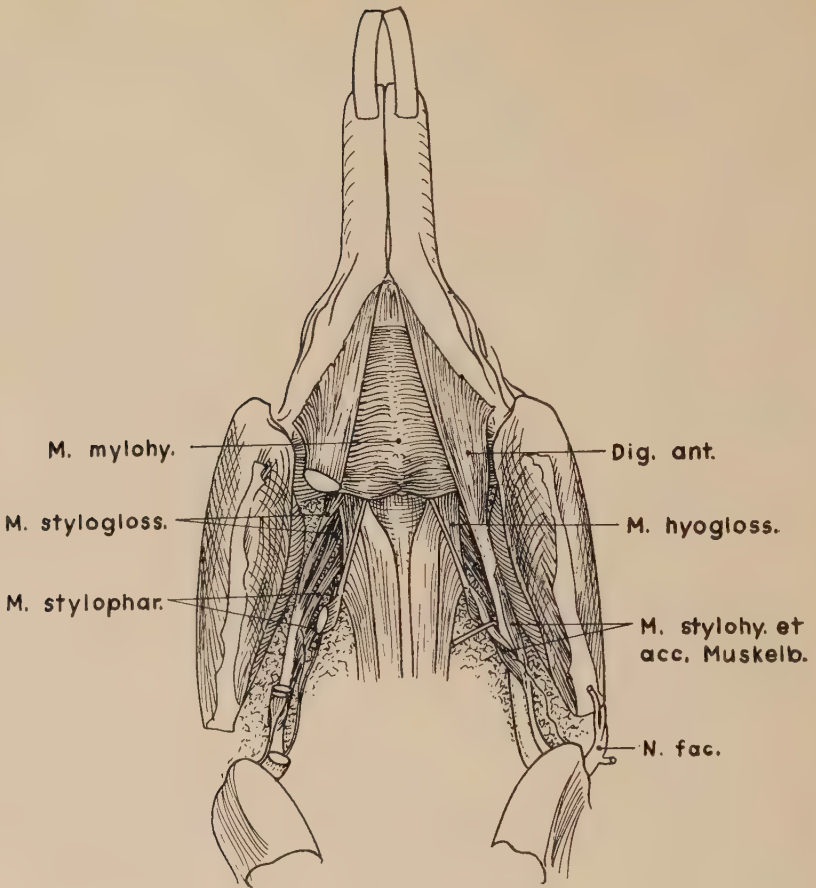


Abb. 4. *Lepus timidus* ($1\frac{1}{2}$ fache nat. Größe)

liegt. Dieser *M. stylohyoideus minor* entspringt an der medialen Seite des *M. styloglossus* und mit der Ursprungssehne desselben verwachsen vom *Proc. paroccipitalis* und inseriert am *Cornu minus ossis hyoidis*.

Bijvoet beschreibt den *M. stylohyoideus major* als *M. mastoideohyoideus* und findet außerdem einen *M. stylohyoideus*, der vom Stylohyale zum Basihyale zieht.

Der beim Hasen von mir oben als *M. stylohyoideus* bezeichnete Muskel ist zweifellos identisch mit dem *M. mastoideohyoideus* Bijvoets und *M. stylohyoideus major* Krauses beim Kaninchen. Da, wie wir später sehen werden, der hintere Biventerbauch aus

dorsalen Konstriktoranteilen der Facialismuskulatur der Fische, ebenso wie der *M. mastoideohyoideus* hervorgegangen ist, ist es meiner Meinung nach wahrscheinlicher, daß der *M. mastoideohyoideus* ein ähnliches Schicksal erlitt, wie der hintere Biventerbauch, welcher zu einer Sehne reduziert wurde. Der Sehnenstreifen, der sich von dem von mir oben als *M. stylohyoideus* benannten Muskel, zum *Proc. paroccipitalis* ausspannt, weist darauf hin, denn *M. mastoideohyoideus* und *M. stylohyoideus* haben oft sehr innige räumliche Beziehungen. Außerdem finden wir bei *Sus scrofa*, wo ebenfalls der hintere Bauch nur sehnig ist, den *M. mastoideohyoideus* in einem stark reduzierten Zustande. Für einen *M. mastoideohyoideus* spricht auch die Art des Ursprunges nicht, der hauptsächlich vom Stylohyale erfolgt. Gewiß ist die Ähnlichkeit mit einem *M. mastoideohyoideus* bei anderen Nagern, z. B. der Ratte, dem Goldhamster, oder dem Sumpfbiber groß, was Bijvoet veranlaßt haben mag, den *M. stylohyoideus major* (Krause) beim Kaninchen *M. mastoideohyoideus* zu nennen. Wir müssen aber wohl doch den etwas weit dorsal erfolgenden Ursprung durch das Fehlen des *M. mastoideohyoideus* als sekundär erworben betrachten und wir sind dann nicht gezwungen, einen *M. mastoideohyoideus* den *M. biventer* überkreuzen zu lassen. Damit wollen wir die Bezeichnung des Muskels, der ein accessorisches Muskelbündel an die Biventersehne abgibt, mit *M. stylohyoideus* als gerechtfertigt ansehen. Während also die Abkömmlinge der dorsalen Muskulatur nur in stark reduziertem Zustande auftreten, kommt die ventrale ganz ungestört zur Entfaltung.

Der *M. stylohyoideus* und das accessorische Muskelbündel werden von einem dünnen *Facialis*ästchen innerviert, welches unmittelbar nach dem Foramen *stylomastoideum* vom Hauptstamm abgeht und in der Rinne zwischen *Proc. mastoideus* und *Proc. paroccipitalis* einerseits und *Bulla tympanica* anderseits, nach vorne unten zieht und sich erst knapp vor Betreten der Muskulatur in zwei Ästchen für die zwei kleinen Muskeln teilt. Die Lage dieses Nerven ist sonst charakteristisch für den Nerven des *M. mastoideohyoideus*. Da wir aber hier infolge Fehlens eines muskulösen hinteren Biventerbauches besondere Verhältnisse haben, so glaube ich nicht, daß man daraus schwerwiegende Schlüsse ziehen kann.

Einen Muskel, den man dem *M. stylohyoideus minor* des Kaninchens (Krause) gleichsetzen könnte, fand ich beim Hasen nicht. Die Beschreibung des Ursprunges und Verlaufes paßt allerdings für den kranialen Bauch des *M. stylopharyngicus*. Dieser setzte am kleinen Zungenbeinhorne an, wurde aber eindeutig vom *N. glossopharyngicus* innerviert.

Cavia cobaya (Abb. 5)

Die beiden Bäuche werden durch eine tendinös-muskuläre Zwischenpartie geschieden. Der hintere Bauch entspringt an der Spitze des *Proc. paroccipitalis*, der vordere Bauch setzt an der Mandibula vor dem massigen *Masseter* bis fast zur Symphysis

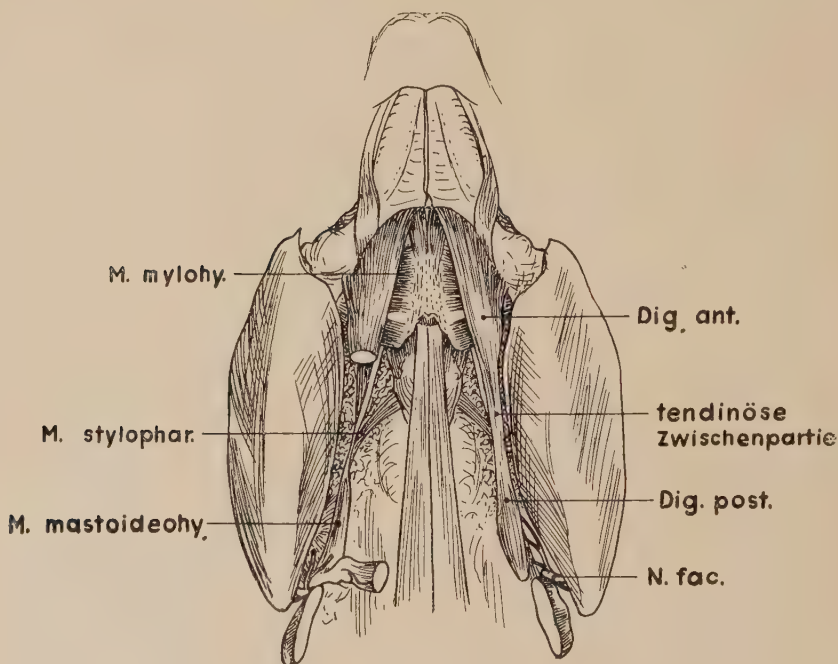


Abb. 5. *Cavia cobaya* ($1\frac{1}{2}$ fache nat. Größe)

menti hin an. Eine Hyoidverbindung zeigt der *M. biventer* nicht. Der *M. mylohyoideus* wird von unten her von einer besonders in der Mitte stark ausgebildeten aponeurotischen Platte gedeckt, von der vorn zwei kleine, sagittal eingestellte Muskeln zur Mandibula beiderseits der Symphysis menti ziehen. Sie sind wohl als eine Abspaltung des *M. mylohyoideus* zu betrachten. Der *M.*

mastoideohyoideus entspringt an der Vorderfläche des langen Proc. paroccipitalis, liegt kaudal der Bulla tympanica an und inseriert am knorpeligen Stylohyale.

Ein M. stylohyoideus ist nicht ausgebildet.

Die Innervation des hinteren Biventerbauches erfolgt durch einen Ast, der unmittelbar nach dem Austritt des N. facialis aus dem Foramen stylomastoideum von diesem abgeht und sich sehr bald in zwei Zweige spaltet. Der stärkere Zweig zieht weit nach vorne und betritt die laterale Kante des Muskels. Der schwächere Zweig verschwindet in der Spalte zwischen M. mastoideohyoideus und dem hinteren Biventerbauche, um von kranial her in den letzteren einzutreten. Von dem Hauptast geht bald, nachdem er sich vom Stamm des N. facialis gelöst hat, ein feiner Nervenzweig in dem Bindegewebe, welches die Bulla tympanica bedeckt, zum hinteren Ende des M. mastoideohyoideus, um diesen Muskel zu innervieren.

Myopotamus coypus (Abb. 6 a, b)

Der dicke, fleischige M. biventer entspringt am langen dornförmigen Proc. paroccipitalis in der Nähe seiner Spitze und setzt

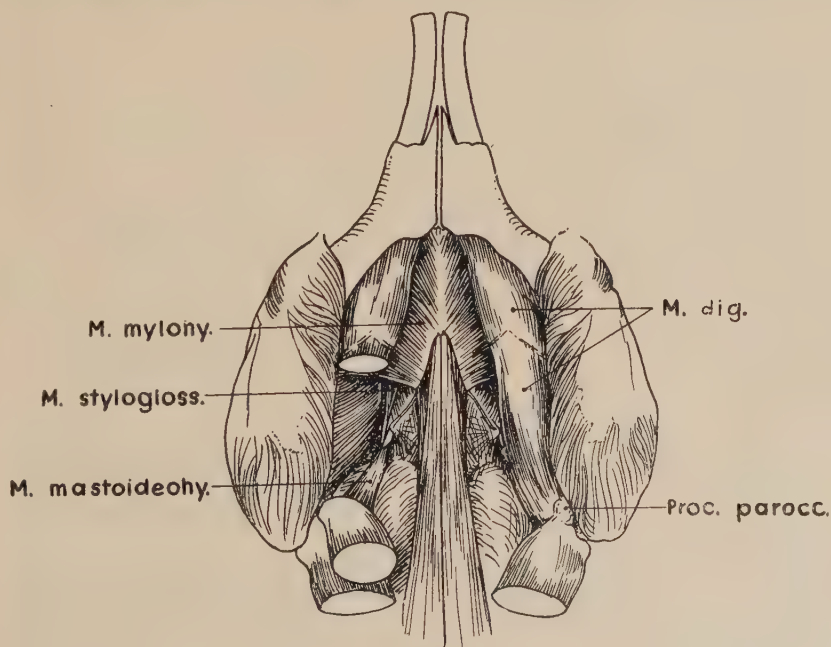


Abb. 6 a. *Myopotamus coypus* ($\frac{4}{5}$ der nat. Größe)

am Körper der Mandibula im vorderen Drittel vor dem Masseter bis zu Symphysis menti hin an. Die beiden Bäuche werden nur durch eine schmale, winkelige Inscriptio tendinea voneinander geschieden. Ein *M. mastoideohyoideus* (von Toldt hier *M. stylohyoideus* genannt) ist gut ausgebildet und entspringt mit dem hinteren Biventerbauche vereinigt am *Proc. paroccipitalis* nahe seiner Basis. Seine kraniale Kante kommt an das Gewebe über der *Bulla tympanica* zu liegen. Der Ansatz erfolgt am *Cornu hyale*, welches knapp davor durch einen bindegewebigen Zug mit dem

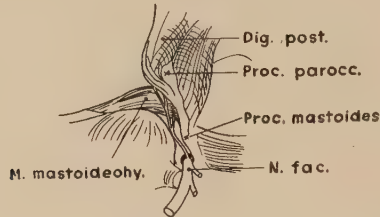


Abb. 6b. Innervationsskizze von lateral zu Abb. 6a

Cornu branchiale primum verbunden ist. Ein *M. stylohyoideus* ist nicht ausgebildet. Der *M. mastoideohyoideus* und der hintere Biventerbauch werden durch einen *Facialisast* innerviert, der unmittelbar unterhalb des *Foramen stylomastoideum* abgeht. Dieser Ast verläuft in derbes Bindegewebe eingebettet in einer Rinne, die vom *Proc. paroccipitalis*, dem *Proc. mastoides* und der *Bulla tympanica* gebildet wird, nach kaudal und teilt sich erst spät in die zwei Äste für die einzelnen Muskeln. Der Ast für den *M. mastoideohyoideus* senkt sich in der Nähe der kranialen Kante außerordentlich weit dorsal in diesen ein. Auch der hintere Biventerbauch wird sehr weit hinten von seinen Nerven erreicht.

Carnivoren

Felis domestica (Abb. 7)

Der *M. biventer* ist nur undeutlich durch eine schrägverlaufende *Inscriptio tendinea*, die ungefähr in der Mitte des Muskels liegt, in zwei Bäuche getrennt. Der hintere Bauch entspringt am flachen *Proc. paroccipitalis*, der vordere Bauch gelangt zur vorderen Hälfte der Mandibula vor dem Masseteransatz. Einige mediale Fasern des vorderen Bauches entspringen seitlich von einer medianen ventralen Aponeurose und von einem Sehnenbogen, der

vom medialen Ende der Inscriptio tendinea zu dieser zieht, ohne die Medianlinie zu erreichen. Diese Aponeurose ist verhältnismäßig dünn. Der M. mastoideohyoideus entspringt vom lateralen Bereich des Proc. paroccipitalis, wird medial vom hinteren Biventerbauche gedeckt und liegt mit seiner kranialen Fläche der Bulla tympanica an. Sein Ansatz erfolgt an der medialen Seite des knorpeligen Teils des Stylohyale, welcher der Bulla tympanica anliegt. Ein Teil der medialen Fasern geht in die oberflächlichen des M. stylohyoideus ohne merkliche Grenzen über. Ein Verhalten, das besonders rechts ausgeprägt war. Die tiefen Fasern des M. stylohyoideus entspringen am Stylohyale vor dem Ansatz des M. mastoideohyoideus. Als schmales Bündel kreuzt sodann dieser Muskel knapp hinter der Inscriptio tendinea den M. biventer und läuft in die mediane, ventrale Aponeurose aus, die den hinteren Abschnitt des M. mylohyoideus bedeckt und seinen hintersten Fasern eine Ursprungsstätte gewährt. Mit dem Hyoid ist diese Aponeurose nur sehr dürftig verbunden. Die Innervation des hinteren Biventerbauches erfolgt durch einen selbständigen Facialisast, der etwas unterhalb des Foramen stylo-mastoideum abgeht und knapp hinter der Überkreuzung durch

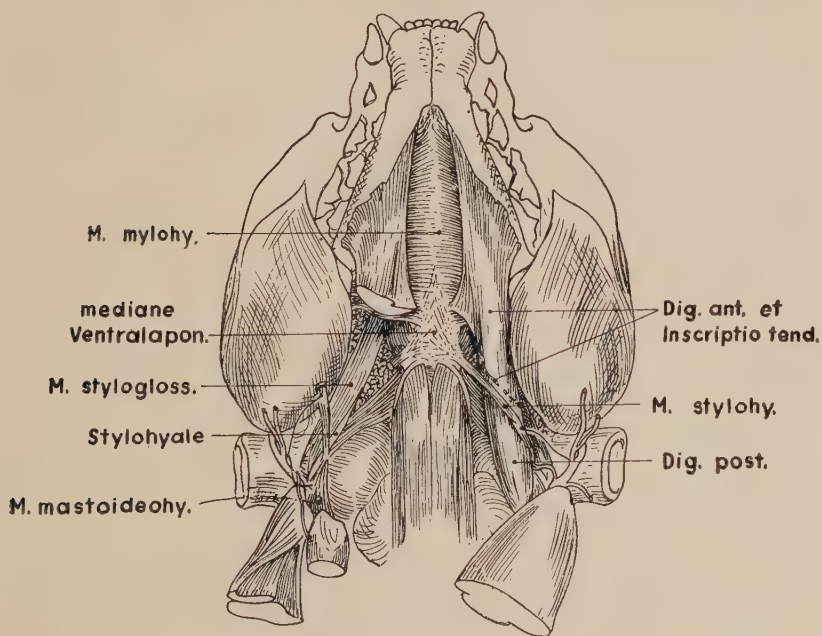


Abb. 7. *Felis domestica* (natürl. Größe)

den M. stylohyoideus den lateralen Rand dieses Bauches betritt. Der M. mastoideohyoideus wird durch ein zartes Ästchen innerviert, das in der Tiefe des Foramen stylomastoideum entsteht und in der schwer zugänglichen Furche zwischen Proc. mastoideus und Bulla tympanica zum lateralen Rande dieses kleinen Muskels gelangt. Der M. stylohyoideus erhält einen langen, feinen, selbständigen Nerven, der ziemlich weit distal vom N. facialis dort abgeht, wo der Stamm sich bereits in seine Äste aufzulösen beginnt; betritt die kaudale Fläche dieses Muskels zwischen hinterem und mittlerem Drittel. Auf der rechten Seite fand ich einen dünnen Nerven, der den Ast für den M. stylohyoideus mit dem für den hinteren Biventerbauche knapp nach der Entstehung dieser beiden Äste verband.

Cricetus auratus (Abb. 8)

Der M. biventer stellt ein ziemlich gleichmäßig dickes, walzenförmiges Gebilde dar, welches nur durch eine schmale Inscription ungefähr in der Mitte in die beiden Bäuche getrennt wird. Die

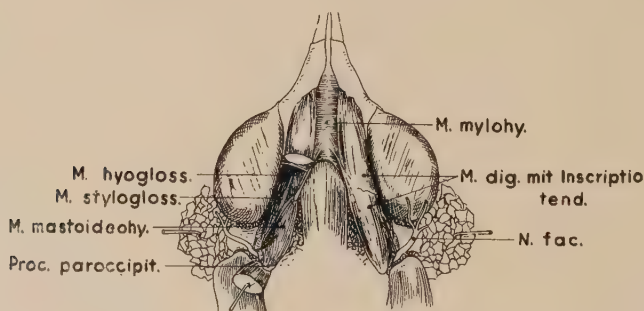


Abb. 8. *Cricetus auratus* ($1\frac{1}{2}$ fache nat. Größe)

Inscription greift an der medialen Seite etwas weiter nach vorne über. Von dieser Stelle und den dadurch entstandenen schnabelförmigen Muskelfortsatz des hinteren Bauches laufen etwas stärkere bindegewebige Züge an die kaudale Fläche des M. mylohyoideus aus, die wohl auf den aufgenommenen M. stylohyoideus zurückzuführen sind. Der hintere Bauch entspringt am Proc. paroccipitalis. Der vordere Bauch setzt unmittelbar vor dem mächtigen Masseteransatz an. Eine Hyoidverbindung besitzt der Muskel trotz innigster räumlicher Beziehung nicht. Das Cornu hyale ist kurz und setzt sich in ein dünnes Band fort, welches sich im Be-

reich der Bulla tympanica in eine auf dieser verschieblichen Bindegewebsmembran ausbreitet. Diese Membran gewinnt vor dem Foramen stylomastoideum an der Bulla festeren Ansatz. Der M. mastoideohyoideus entspringt am Proc. paroccipitalis am hinteren Abhang der Bulla tympanica und an der oben beschriebenen Membran. Er setzt am Cornu branchiale primum an und wird während seines Verlaufes vom hinteren Biventerbauche bedeckt. An dieser Membran der Bulla tympanica entspringt außerdem der M. styloglossus lateral und der M. stylopharyngicus medial. Ein M. stylohyoideus fehlt. Der hintere Biventerbauch wird durch ein Ästchen innerviert, welches knapp nach dem Austritte des N. facialis von ihm abgeht und sich sodann in zwei Zweige spaltet, von denen der eine in den durch eine angedeutete unvollkommene Spaltung hervorgerufenen kaudalen Teil dieses Muskels und der andere in den kranialen Teil gelangt. Der M. mastoideohyoideus wird von einem feinen Ästchen innerviert, welches in der gleichen Höhe wie der Ast für den hinteren Biventerbauch oder von ihm selbst abgeht, zwischen die beiden Muskeln gelangt und von der kaudalen Fläche in den M. mastoideohyoideus eindringt.

Arvicola terrestris L.

Sie ähnelt in verblüffender Weise in Hinblick auf die beschriebenen Details dem Goldhamster, so daß ich auf eine Abbildung und Beschreibung verzichten kann. Ich will nur einige geringfügige Abweichungen hervorheben. Eine dünne, mediane, ventrale Aponeurose ist gut ausgebildet. Sie ist mit dem vorderen Bauche des M. biventer und dem Hyoid verbunden.

Der Nervenast für den hinteren Biventerbauch ist auf eine große Strecke hin mit dem des M. mastoideohyoideus verbunden. Der gemeinsame Stamm entspringt aus dem N. facialis im Bereich des Foramen stylomastoideum, also ungefähr an der Stelle, wo die beiden Ästchen für diese Muskeln beim Goldhamster abgehen.

Artiodactylen

Ruminantien

Capra hircus (Abb. 9)

Der M. biventer zeigt eine kurze Zwischensehne, die in der Höhe des hinteren Masseterrandes liegt. Der hintere Bauch entspringt an der Spitze des Proc. paroccipitalis mit dem M.

mastoideohyoideus teilweise verwachsen. Der vordere Bauch setzt am Körper der Mandibula im hinteren Drittel vor dem Masseter an. Einige mediale Muskelbündel greifen an der Innenseite der Mandibula weiter nach vorne über, so daß sie lateral an die Bündel der oberflächlichen Schicht des M. mylohyoideus anschließen.

Der Muskel besitzt keinerlei Hyoidverbindung.

Der M. mastoideohyoideus entspringt am Proc. paroccipitalis vom Ursprungsgebiet des hinteren Biventerbauches bis zur Basis

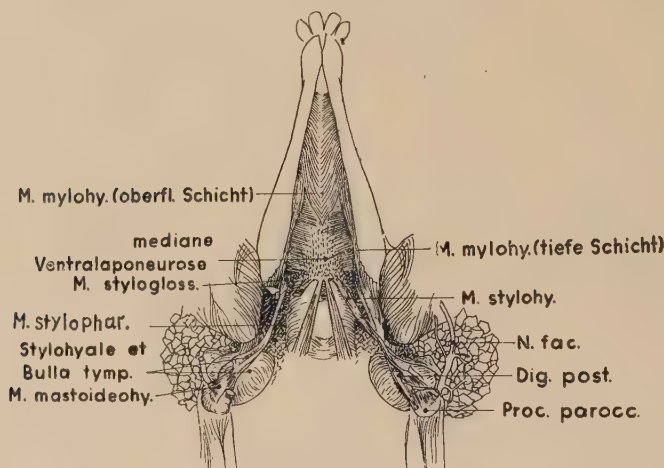


Abb. 9. *Capra hircus* ($\frac{1}{2}$ der nat. Größe)

hin. Er berührt mit seinem kranialen Rande die Bulla tympanica und setzt an der medialen Seite und der kaudalen Spitze des Stylohyale an, wo auch die Sehne des M. stylohyoideus entspringt. Der M. stylohyoideus kreuzt sodann die laterale Seite des M. biventer und setzt am Basihyale und an einer medianen ventralen Aponeurose an, welche die kaudale Fläche des M. mylohyoideus bedeckt.

Die Innervation des hinteren Biventerbauches erfolgt durch einen Nervenast, der im distalen Ende des Facialiskanals abgeht und in der Rinne zwischen Bulla tympanica und Proc. mastoides zur lateralen Oberfläche des M. mastoideohyoideus gelangt. Diese kreuzt er sodann und teilt sich in zwei Zweige, von denen sich der eine direkt in den hinteren Biventerbauch einsenkt, während der andere in der Spalte zwischen beiden Muskeln verschwindet und durch einige rücklaufende Zweige den oberen Teil des M.

mastoideohyoideus versorgt. Der größte Teil dieses Muskels erhält aber einen selbständigen Ast des N. facialis, der in unmittelbarer Nähe des Astes für den hinteren Biventerbauch entspringt und den M. mastoideohyoideus an dessen medialer Seite betritt. Ein besonders dünner und langer Nervenast des N. facialis gelangt zum M. stylohyoideus. Er geht ziemlich weit distal selbständig vom Hauptstamm ab, wenn auch einzelne Verbindungsbrücken zu dem Aste für den hinteren Biventerbauch in der Nähe des Hauptstammes vorhanden sind.

An einer anderen Hausziegenrasse fand ich eine besondere Konfiguration des M. stylohyoideus. Dieser spaltete sich nach dem Ursprung in zwei Teile, von denen sich der eine wie sonst der ganze M. stylohyoideus verhielt, während sich der andere mit der Zwischensehne des M. biventer vereinigte. Die Innervationsverhältnisse waren die gleichen.

Der M. mylohyoideus zeigt eine Zweischichtung mit der gleichen Anordnung der Muskulatur wie bei *Rhinolophus*.

Cervus capreolus

Das Reh gleicht der Ziege fast völlig. Als Abweichung findet man einen im Bereich der Zwischensehne des M. biventer aufgespaltenen M. stylohyoideus, der diese beidseitig umgreift. Die weit nach vorne reichenden lingualen Bündel des vorderen Biventerbauches schließen sich eng an die oberflächliche Schichte des M. mylohyoideus an, so daß dadurch eine geschlossene Muskellage kaudal vom M. mylohyoideus (tiefe Schichte) entsteht. Die Innervation verhält sich ganz gleich wie bei *Capra*, nur daß die Trennung des Nervenastes für den hinteren Biventerbauch und den M. mastoideohyoideus noch ausgesprochenener ist. Während der Ast für den hinteren Biventerbauch unterhalb des Foramen stylomastoideum abgeht, entspringt der Ast für den M. mastoideohyoideus noch im Canalis n. facialis.

Cervus elaphus

Er zeigt genau dasselbe Verhalten wie *Cervus capreolus*.

Rupicapra rupicapra (Abb. 10)

Der Aufbau der tiefen Facialismuskulatur zeigt in Hinblick auf formales und prinzipielles Verhalten gegenüber den Cerviden keinerlei Unterschiede. Auch ihre Innervation besitzt nur

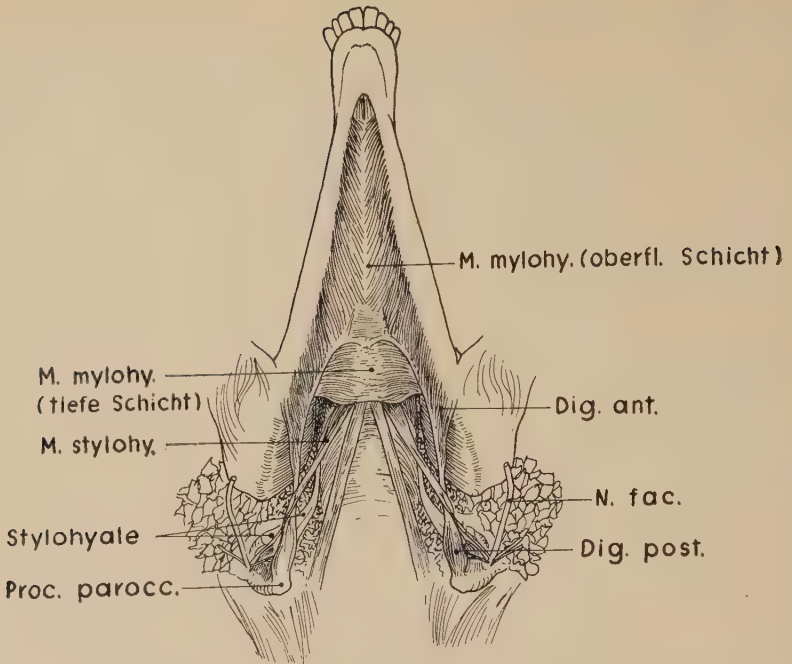


Abb. 10. *Rupicapra rupicapra* ($\frac{1}{2}$ der nat. Größe)

geringfügige Abweichungen. Die beiden Äste für den M. mastoideohyoideus und den hinteren Biventerbauch gehen etwas proximaler vom N. facialis ab, so daß sie mit ihm zusammen bereits im Foramen stylomastoideum erscheinen.

Von größerer Bedeutung dürfte aber wohl die vom N. mylohyoideus innervierte Muskulatur sein, da sie ein wichtiges Zwischenglied zur Erklärung des Sehnenbogens unter dem M. mylohyoideus bei den Macacen bringt.

Der vordere Biventerbauch besitzt an seinem lingualen Rande einen sehnigen Streifen, an dem die Muskelbündel im Sinne eines einfachgefiederten Muskels ansetzen. Dieser sehnige Streifen reicht nach vorne weit über das Hyoid hinaus verbindet sich sodann bogenförmig mit dem der anderen Seite. Dieser Bogen ist nicht so scharf abgegrenzt, wie dies bei den Macacen der Fall ist, vielmehr breitet er sich besonders in der Mitte plattenförmig aus und verbindet sich dort mit der Raphe des M. mylohyoideus. Von diesem Sehnenbogen läuft beiderseits je ein kurzer Sehnenstreifen nach vorne, an welchem Muskelfasern der oberflächlichen

Schichte des *M. mylohyoideus* entspringen, die an die Muskelfasern des vorderen Bauches direkt anschließen. Dieser Sehnenbogen ist daher wohl zweifellos mit einer medianen ventralen Aponeurose zu homologisieren.

Simiae

Hapale jacchus (Abb. 11)

Der hintere Biventerbauch entspringt an der Pars mastoidea des Os temporale dorsal vom Foramen stylomastoideum und medial vom Ansatz des *M. sternocleidomastoideus*. Der *M. biventer* zeigt eine deutlich ausgeprägte, dünne, rundliche Zwischensehne,

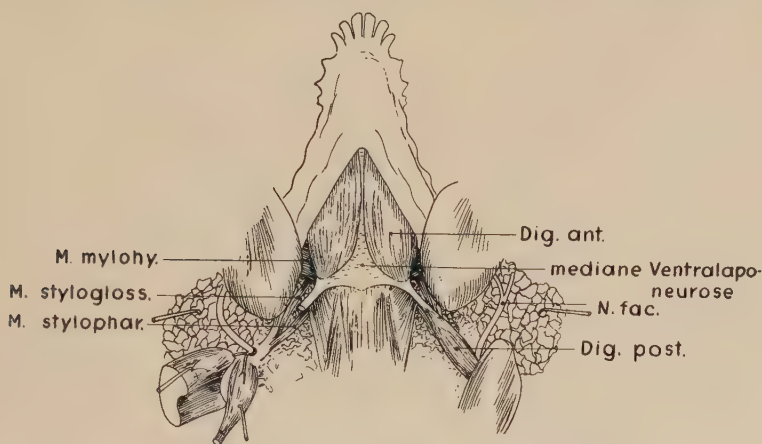


Abb. 11. *Hapale jacchus* ($1\frac{1}{2}$ fache nat. Größe)

welche teils dem vorderen Biventerbauche zum Ursprung dient, teils in eine mediane ventrale Aponeurose ausläuft. Nach hinten erstreckt sich diese Aponeurose bis an das Os hyoides und an ihrem oralen Rande entspringen Muskelbündel des vorderen Biventerbauches. In der Medianlinie ist sie mit dem kranial von ihr gelegenen *M. mylohyoideus* fester verbunden. Kräftigere bindegewebige Züge ziehen von der Zwischensehne des *M. biventer* unmittelbar zum Os hyoides, so daß man hier von einer Verbindung des hinteren Biventerbauches mit dem Hyoid sprechen kann. Die beiden vorderen Biventerbäuche bedecken fast zur Gänze den *M. mylohyoideus*. Sowohl *M. stylohyoideus* wie *M. mastoideohyoideus* fehlen.

Der hintere Biventerbauch wird von einem kleinen Ästchen des *N. facialis* innerviert, welches fast noch im Foramen stylo-

mastoideum entsteht. Nach kurzem Verlauf betritt es die Innenseite des zuständigen Muskels.

Macacus sinicus (Abb. 12)

Der *M. biventer* besteht aus zwei durch eine Zwischensehne getrennten Bäuchen. Der hintere Bauch entspringt an einer sehr flachen Stelle des Os temporale dorsal und medial vom Foramen stylomastoideum. Die beiden vorderen Bäuche liegen dicht beieinander und bilden so eine geschlossene Schicht kaudal vom *M. mylohyoideus*. Sie entspringen am oralen Rande eines Sehnen-

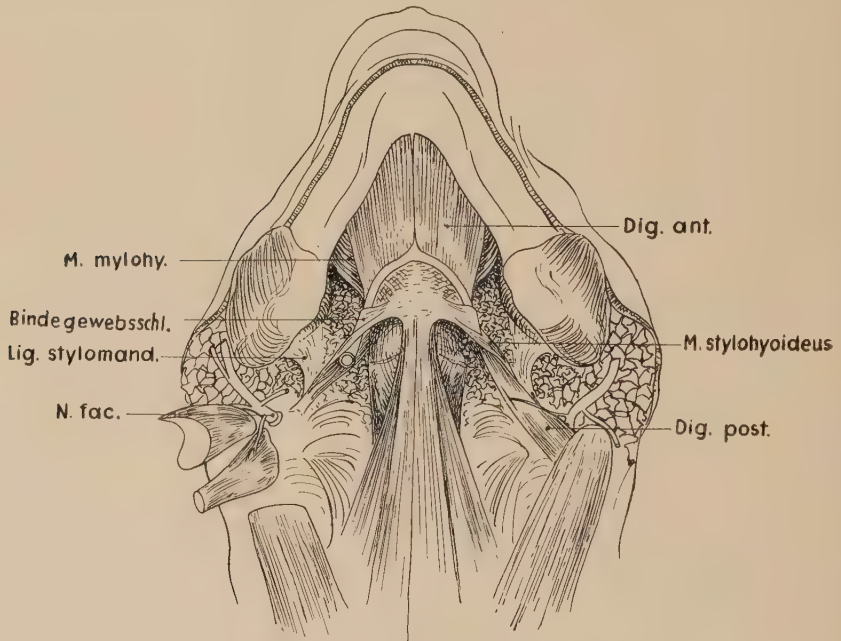


Abb 12. *Macacus sinicus* (natürl. Größe)

bogens, welcher die beiden Zwischensehnen vor dem Hyoid miteinander vereinigt und setzen an der Innenseite der vorderen Hälfte der Mandibula an. Zwischen Sehnenbogen und Hyoid wird der *M. mylohyoideus* von einer dünnen bindegewebigen Platte bedeckt, welche an die begrenzenden Gebilde Anschluß erhält. In den hinteren Rand dieser Platte laufen stärkere Bindegewebszüge aus, die von einer bindegewebigen, die Zwischensehne umgreifenden Schlinge und vom *M. stylohyoideus* kommen. Die bindegewebige Schlinge stellt gleichsam eine Scheide um die

Zwischensehne dar, die sich nach rückwärts bis in fleischige Bezirke verfolgen läßt, wo sie später von der Muskelfascie nicht zu unterscheiden ist. An der Innenseite des hinteren Biventerbauches bildet sie aber einen sehr kräftigen Zug.

Der M. stylohyoideus entspringt am Stylohyale und am Lig. stylomandibulare, umgreift die Zwischensehne beiderseits und setzt am Os hyoides und der oben beschriebenen Bindegewebsplatte an. Er kreuzt die Carotis ext. an ihrer medialen Seite. Ein kräftiges Ligamentum stylohyoideum ist ausgebildet. Die Innervation des hinteren Biventerbauches erfolgt an zwei ganz verschiedenen Stellen durch zwei in verschiedener Höhe vom N. facialis abgehenden Äste. Ein stärkerer und kürzerer Ast zweigt knapp unterhalb des Foramen stylomastoideum ab und tritt von der Innenseite an den hinteren Teil des Muskels heran. Etwas weiter distal geht ein etwas schwächerer und längerer Ast ab, welcher von der Außenseite in den vorderen Teil des Muskels näher seinem kaudalen Rande eintritt.

Weit dorsal treten einige Gefäße in einen eher künstlich darstellbaren Spalt. Bei einer Verlängerung dieses Spaltes kann man verhältnismäßig leicht ein Bündel ablösen, das an die Zwischensehne herantritt und in der Mitte von den zuletzt besprochenen Nerven betreten wird.

Die Innervation des M. stylohyoideus gelang mir nicht eindeutig nachzuweisen, da es sich um ein bereits anpräpariertes Tier handelte.

Kritische Betrachtung

bereits vorhandener Homologisierungen unter Verwendung der Rugeschen Bezeichnungsweise

Ruge, der im allgemeinen die Auffassung Gegenbaurs teilt, kommt durch die Untersuchung niederer Wirbeltiere, wo sich einfachere Verhältnisse finden, zu überaus klaren Bezeichnungen, die dem prinzipiellen Aufbau voll Rechnung tragen und deren Indifferenz nichts vorwegnimmt, was erst Ergebnis der Untersuchung sein soll. Er schloß sich dabei B. Vetter an, welcher bei der Untersuchung der Kiemenmuskulatur der Selachier diese in Form von Konstriktoren angeordnet sah und mit Cs₂, Cs₃, bezeichnete, je nachdem welchem Kiemenbogen sie angehörten. Die dorsalen Abschnitte unterschied er von den ventralen durch Beifügung der Buchstaben d und v. Ruge vereinfachte und er-

weiterte diese Bezeichnungsweise, so daß man unter C_2 die Constriktorglieder des Facialisgebietes zu verstehen hat, von denen folgende Abschnitte unterschieden werden (Abb. 13 A auf S. 429):

C_2dv	dorso-ventrale durchlaufende Bündel	
C_2md	dorsale	} zum Mandibularbogen ziehende, oberflächliche Schicht
C_2mv	ventrale	
C_2hd	dorsale	} am Hyoid festgeheftete, tiefe Portion
C_2hv	ventrale	

C_2hd hat sich nach Ruges Meinung bei den Säugetieren fraglos im M. stapedius erhalten, da er am Kranium entspringt und sich an einem Derivat des Hyoidbogens, dem Steigbügel anheftet. In der Frage der Herkunft des M. stylohyoideus schreibt er: „Es soll vorderhand nicht als völlig ausgeschlossen gelten, daß der M. stylohyoideus ebenfalls als ein Derivat von C_2hd aufzufassen sei. Der Muskel müßte allerdings bei dieser Annahme gleichzeitig mit dem Verwachsen des Proc. stylohyoideus mit dem Temporale seinen Ursprung vom Schädel auf jenen Fortsatz verlegt haben. Die Insertion spricht nicht direkt gegen die Deutung des Muskels als eines Teiles von C_2hd . Es ist für mich indessen in hohem Grade wahrscheinlich, daß der M. stylohyoideus mit einem C_2hv in Parallele gestellt werden müsse.“ Er begründet dies damit, daß sonst bei den Säugetieren höherer Ordnung keine Muskulatur mehr existiere, die man mit C_2hv der Fische vergleichen könnte. Von wesentlicher Bedeutung aber sei, da ja diese mit zur Bildung des mächtigen Sphinkter colli verwendet worden sein könnte, daß sich bei den Monotremen ein Muskel vorfinde, der als Homologon von C_2hv zu beurteilen ist; er könnte sich ohne große Umgestaltungen in einem M. stylohyoideus, wie er sich beim Menschen findet, verwandelt haben. Dieser Muskel, der auch den Namen M. styloideus trägt, entspringt bei Ornithorhynchus von der Schädelbasis und dem äußeren Gehörgange, bei Echidna ähnlich am Temporale in der Nähe einer Pars styloides und der knorpeligen Ohrmuschel. Er inseriert an einer ventralen medianen Bindegewebsraphe.

Aus C_2md der Fische sind nach der Meinung Ruges der hintere Bauch des M. biventer und die sogenannte Platysmagruppe hervorgegangen; er begründet seine Ansicht folgendermaßen. Der M. depressor mandibulae der Amphibien und Reptilien ist aus C_2md der Selachier hervorgegangen und hat den gleichen Ur-

sprung wie der hintere Biventerbauch. „Der Übergang der Endsehnen des hinteren Biventerbauches in den vom N. mylohyoideus innervierten vorderen Biventerbauch ist in jeder Beziehung als eine Sekundärerrscheinung gekennzeichnet. Beide Muskeln haben, was durch zahlreiche und ausgezeichnete Untersuchungen zum Teil klargelegt ist, allmählich einen innigen Verband empfangen.“ „Es könnte schwierig sein, zu begreifen, aus welchen Gründen C_2md die bedeutsamen Beziehungen zur Mandibula bei Säugetieren verloren hätte, wenn nicht gerade mit diesem Wechsel auch die Umformungen zusammenfielen, durch welche das Quadratum und das Angulare des ersten Schlundbogens in den Bereich des Gehörapparates gebracht worden wären. Mit der Neubildung des Kiefergelenkes bei den Säugetieren, bedingt durch die Verlagerung des primitiven Kiefergelenkes in die Paukenhöhle, fällt der Wechsel der Insertion von C_2md zusammen.“

Bei *Varanus* fand Ruge eine Schichtenbildung von C_2md . Er nennt die tiefe Schicht C_2md (prof.), die sich in der Nähe des Kiefergelenkes und am Cranium anheftet und vergleicht sie deshalb mit dem hinteren Biventerbauche der Säugetiere. Die oberflächliche Schicht C_2md (superf.) kommt von der dorsalen Körperfascie und setzt mittels einer langen Sehne weit vorn am Unterkiefer an. Seiner Meinung nach ist das ein Verhalten, welches sich mit der Anordnung des dorsalen Platysma der Monotremen deckt. Diese Muskelschichte habe sich bei *Echidna* bis vor die Ohrmuschel, zum Auge und selbst bis zur Stirn ausgedehnt und sei zu einem bleibenden Besitz aller Säugetiere geworden. Da die Herkunft des vorderen Biventerbauches für meine Betrachtung nicht von Bedeutung ist, sei nur der Vollständigkeit halber seine umstrittene Ableitung Ruges von C_2mv angeführt. Aus C_2dv wird bei den Monotremen der Sphinkter colli, aus dem sich bei den Säugern der M. buccinator und andere Gesichtsmuskeln abspalten.

Fürbringer lehnt die Homologie eines M. depressor mandibulae ¹⁾ mit dem hinteren Bauche des M. biventer ab, weil ihm der Insertionswechsel des Depressor vom Angulare und Artikulare zum Hyoid unvorstellbar ist. Er meint vielmehr, daß dieser spurlos geschwunden sein müsse, wenn nicht noch bei Embryonen

¹⁾ Eine von Fürbringer verwendete Bezeichnung für C_2md (Ruge) bei Fischen, Dipnoern, Amphibien und Sauropsiden.

Muskelreste am Hammer gefunden würden. Er leitet den hinteren Bauch des *M. biventer* zusammen mit dem *M. stylohyoideus* eher von C_2hv ab.

Bijvoet pflichtet in diesem Punkte Fürbringer restlos bei und schreibt: „Nach Gegenbaur und Ruge würde der *M. depressor mandibulae* der niederen Wirbeltiere den hinteren Bauch unseres zweibauchigen Muskels bilden. Es ist aber schwer zu verstehen, wie der Depressor, der sich am hinteren Teile der Mandibula der niederen Vertebraten festheftet, auf das Hyoid überspringt. Obgleich wir aber die etwaigen Spuren dieser Insertionsverschiebung nicht zurückfinden, schließt dieses Fehlen der Übergangsstadien das Überspringen nicht aus, denn auch die Hauptinsertion des hinteren Biventerbauches beim Orang geht sekundär vom Zungenbein auf den Angulus mandibulae über, ohne eine Andeutung des zurückgelegten Weges zu hinterlassen.“ „Ein weiteres Bedenken gegen die Auffassung, daß der hintere Bauch des Digastricus dem Depressor mandibulae also C_2md Ruges entstamme, finde ich im folgenden. Aus vielen Tatsachen geht hervor, daß der *M. digastricus posterior* und der *M. stylohyoideus* zusammengehören und einer Muskelmasse entspringen. Das folgt erstens und am sichersten aus der gleichen Innervation aus dem Ramus stylohyoideus et digastricus posterior des *N. facialis*. Ferner sprechen dafür namentlich die mehr oder weniger ausgebildete Verbindung zwischen Digastricus und Stylohyoideus, die bisweilige Fusion der Ursprünge und die wichtigen embryologischen Ergebnisse Rouvières und Futamuras. Besonders der letztere sah das relativ späte Aussprossen des *M. stylohyoideus* aus dem ursprünglichen einheitlichen Muskelblastem. Die getrennte Abkunft beider Muskeln, wie sie Ruge will, der den Digastricus posterior aus C_2md , den Stylohyoideus dagegen aus C_2hv entstehen läßt, müssen wir also verwerfen, und den *M. digastricus posterior* derselben Herkunft als den *M. stylohyoideus* erklären.“ Dieser Ansicht folgte auch Lubosch.

Bijvoet fährt fort: „Eine gemeinsame Herkunft aus C_2hv , also aus dem ventralen vom *N. facialis* innervierten Konstriktor, welcher sich am Zungenbein festheftet, löst alle Schwierigkeiten. Auch Fürbringer und Rouvière betonten schon die Möglichkeit dieser Ableitung. Aus dieser Muskelmasse kann sich entweder der *M. stylohyoideus* und der *M. digastricus* gesondert entwickeln, oder der erste tritt nicht als spezialisierter Muskel auf,

bleibt der Masse des Digastricus angeschlossen. In dem letzten Falle ist der Digastricus meist mit dem Hyoid verbunden, was wohl die Folge davon ist, daß der *M. stylohyoideus* sich nicht abgespalten hat.“

Da diese Behauptungen die Voraussetzungen für das Endgebäude Bijvoets sind und meinen Auffassungen nicht parallel gehen, will ich sie auf ihre Stichhaltigkeit untersuchen.

Wie allgemein bekannt ist, hat der *M. biventer* in dem einen Falle eine Hyoidverbindung und in dem anderen nicht. Solange wir den Grund für dieses wechselnde Verhalten nicht kennen, haben wir keine Berechtigung einer den Vorzug zu geben und wie Bijvoet zu argumentieren: „Es ist aber schwer zu verstehen, wie der Depressor, der sich am hinteren Teile der Mandibula der niederen Vertebraten festheftet, auf das Hyoid überspringt.“ Wenn man die Hyoidverbindung des hinteren Biventerbauches mehr oder weniger willkürlich bevorzugt, um die Ableitung dieses Bauches aus C_2md nach seiner Meinung abzulehnen, so ist doch dadurch das Endergebnis der Untersuchung, in dem er als primäre Form den wahren, mit dem Zungenbein verbundenen Digastricus bezeichnet, in nichts gestützt, denn beim Aufbau der Argumente wird das Ergebnis bereits vorweggenommen. Nehmen wir aber an, die Bevorzugung der Hyoidverbindung wäre keine willkürliche, so wissen wir doch, daß bei *Equus caballus* der größte Teil des hinteren Biventerbauches eine mächtige Insertion am *Angulus mandibulae* aufweist, was schon Gegenbaur als schwerwiegendes Argument seiner Meinung ansah, daß der hintere Bauch ursprünglich an der Mandibula inserierte (Abb. 13 B). Auch beim Orang sehen wir, wie Bijvoet selbst betont, die Hauptinsertion des hinteren Biventerbauches am *Angulus mandibulae* (Abb. 13 E). Das heißt also, daß C_2hv , von dem Bijvoet den hinteren Bauch abzuleiten bemüht ist, den Weg zur Mandibula gefunden haben müßte, was durchaus die gleichen Schwierigkeiten macht, als wenn man C_2md zum Hyoid gelangen ließe. Nur besteht dabei der Unterschied, daß Ruge für das Verlassen des Mandibularbogens das starke Argument des Skelettumbaues beizubringen in der Lage ist.

Ebenso vermag man das Hauptargument Bijvoets, das er in der nervösen Versorgung erblickt, nicht anzuerkennen. So entscheidend die nervöse Versorgung eines Muskels zur Beurteilung seiner Herkunft ist, wenn es sich um grundverschiedene Nerven

handelt, so vorsichtig ist selbst Ruge, der ein tatkräftiger Verfechter der Nerv-Muskel-Beziehung ist, wenn er betont: „Bei der Konkrescenz von Muskeln, welche die Äste aus einem Nerven, etwa aus dem Facialis empfangen, ist die Entscheidung meist nur durch Rücksichtnahme auf verschiedene Nebenumstände zu geben.“ Es spricht also die Tatsache, daß der *M. stylohyoideus* und der *M. biventer* durch den gleichen Facialisast innerviert werden, nicht unbedingt für eine noch engere Verwandtschaft, als daß sie beide aus dem Muskelblastem des Hyoidbogens stammen. Hier könnten räumliche Verhältnisse, die von der Umgebung aufgezwungen wurden, ebenso eine Rolle spielen, wie der Zeitpunkt des Aussprossens aus einem einheitlichen Muskelblastem. Als Beispiel sei hier der *M. stapedius* angeführt, ein eindeutiger Abkömmling von C_2hd , der sich sehr früh abspaltet und ein bei vielen Mammalien vorkommender *M. mastoideohyoideus*, von dem später noch die Rede sein wird, der ebenfalls unmißverständlich von C_2hd abzuleiten ist und sich als letzter abzulösen beginnt. Diese beiden Muskeln besitzen infolge ihrer Lage völlig getrennte Nervenstämmchen. Ebenso kann es wohl vorkommen, daß sehr nahe benachbarte Muskeln eines Nerven dasselbe Nervenästchen erhalten, welches sich erst etwas später in seine Zweige teilt. Darüberhinaus bin ich aber auf Grund meiner eigenen Untersuchungen in der Lage festzustellen, daß bei einer Reihe von Tieren, wie bei *Rhinolophus*, *Felis domestica*, *Capra hircus*, *Cervus capreolus*, *Cervus elaphus* und *Rupicapra* gar kein gemeinsamer Nervenstamm für den *M. stylohyoideus* und den hinteren Biventerbauch vorhanden ist, daß vielmehr der Ast für den *M. stylohyoideus* in beachtlicher Entfernung von dem des hinteren Biventerbauches vom Stamm des *N. facialis* abgeht. Auch E. Huber findet bei *Canis familiaris* getrennte Nervenästchen.

Andererseits fand ich für den *M. mastoideohyoideus* und den hinteren Biventerbauch, die nach der Ableitung Bijvoets gar nichts miteinander zu tun hätten, bei *Cavia cobaya*, *Myopotamus coypus*, *Cricetus auratus*, *Arvicola terestris*, *Capra hircus* und *Rupicapra* einen gemeinsamen Nervenast, der früher oder später erst in die Zweige für diese beiden Muskeln zerfällt. Dieses Verhalten gilt auch für *Canis*, wie E. Huber feststellte. Ich bin überzeugt, daß man diese Reihen noch um ein Beachtliches verlängern könnte und somit ist wohl offensichtlich, daß dieses Argument

in diesem speziellen Falle nicht zu halten ist. Dies soll jedoch nicht sagen, daß diese Schlüsse überhaupt keine Bedeutung hätten. In manchen Fällen werden sie durchaus das Bild abrunden, aber zuverlässig und beweisend sind sie nicht, besonders dann nicht, wenn sie nur mehr für sich allein stehen.

Auch die schon von Rouvière aufgestellten Kriterien (die Fusion der Muskelursprünge des *M. stylohyoideus* und des *Venter posterior m. biventeris*, die öfters vorkommende tendinöse oder muskuläre Verbindung, die Innervation aus demselben Nerven und die embryologische Aufspaltung eines ursprünglich einheitlichen Muskelblastems) verlieren dadurch ein gewichtiges Argument. Außerdem kommt Edgeworth auf Grund umfangreicher vergleichender und embryologischer Ergebnisse zu der Meinung, daß die Ansicht Rouvières und Futamuras, der *M. stylohyoideus* sei ein Auswuchs des *Digastricus posterior*, zu revidieren wäre. Auf die tendinöse und muskuläre Verbindung zweier Muskeln werde ich weiter unten an Hand eines Beispiels näher eingehen.

Da die bereits diskutierten Argumente, auf Grund deren sich Bijvoet für berechtigt hält, die Herkunft des hinteren Bauches von *C₂md* abzulehnen, meiner Meinung nach nicht aufrechtzuerhalten sind, bleibt nur noch ein letztes. In diesem vertritt er die Ansicht, daß eine gemeinsame Herkunft des *M. stylohyoideus* und des hinteren Biventerbauches von *C₂hv* alle Schwierigkeiten lösen würde. Aber auch dem ist nicht so, denn es ist genauso schwer vorstellbar, wie der hintere Biventerbauch vom Hyoid zur Mandibula gelangt, also umgekehrt, wie ich an anderer Stelle schon ausführte.

Dennoch schien die Meinung Fürbringers, der schon früher, wie auch Rouvière die Ableitung des hinteren Bauches von *C₂hv* betont hatte, eine starke Stütze zu erhalten, als Voit, die von Fürbringer aufgestellte Forderung nach Muskelresten am Hammer bei Embryonen, die allein einem *C₂md* entsprechen könnten, in Form eines *M. mallei externus* entdeckte. Dieser vom *N. facialis* innervierte Muskel fand sich bei einem 17 mm langen Embryo von *Putorius vulgaris*. Er entspringt gemeinsam mit dem hinteren Bauche des *M. biventer* von der Gegend des späteren *Proc. mastoideus*, hebt sich sehr bald als die schwächere, obere Portion ab und zerfällt nach kurzem Verlaufe wieder in zwei Sehnen, von denen die eine am Hyalknorpel und die andere längere am Hammergriff gegenüber der Insertion des *M. tensor tympani* an-

setzt. Voit fand eine ähnliche Bildung nur noch bei einem 27 mm langen Hundeembryo in Form eines undeutlichen Zuges aus verdichtetem Gewebe, neben dem hier selbständig verlaufenden *M. mastoideohyoideus*. Er zieht daraus den Schluß, daß der zum Hammer ziehende Teil eine sehr vorübergehende Bildung ist, während der zum Hyalknorpel ziehende *M. mastoideohyoideus* meistens erhalten wird und wie bekannt, öfters vorkommt.

Somit schien also die Forderung Fürbringers restlos erfüllt, die da lautet: „Von einem direkten Homologen des *Depressor mandibulae* wäre eine Insertion am Artikulare resp. Angulare, d. h. am Hammer zu verlangen.“

Voit betrachtet das Ergebnis des formalen Zusammenhanges, wie dies ja an anderer Stelle auch Rouvière tut, als Grund genug, daß der vorübergehend angelegte *M. mallei externus*, der *M. mastoideohyoideus*, der *Venter posterior m. biventeris* und der *M. stylohyoideus* der Säuger sich wohl alle auf das Muskelmaterial zurückführen ließen, das beim Nichtsäuger den *Depressor mandibulae* bildete. Gerade die Insertion des *M. mallei externus* sei es, die diese letzte Annahme rechtfertige. Da dies ja wohl zweifellos über das Ziel hinaus geschossen erscheint, gibt der Sachverhalt ein schönes Beispiel, daß sich innerhalb eines bestimmten Nervenversorgungsgebietes Verbindungen aus verschiedenen Teilgebieten abzuspielen bereit sind. Der *M. mastoideohyoideus* kann schon wegen seiner eindeutigen Insertionsverhältnisse nur als Abkömmling von C_2hd bezeichnet werden. Über den zweiten Teil des *M. mallei externus*, der zum Hammer zieht, dürften ebenfalls keine Bedenken bestehen, ihn als C_2md anzuerkennen, da der Hammer nach der Reichertschen Theorie ja ein Abkömmling der primitiven Mandibula ist. Sie vereinigen sich aber trotzdem zu einem gemeinsamen Muskelbauche, oder besser gesagt, finden wir sie in einem so fortgeschrittenen Stadium miteinander verbunden. Es ist dies eigentlich gar nicht so verwunderlich, denn es vereinigen sich ja sogar Muskeln zu einem einzigen Gebilde, die von verschiedenen Nerven innerviert werden, wie der *M. biventer* selbst in hervorragender Weise demonstriert, so daß die bineure Natur (Bijvoet) erst mit Mühe und reichlich spät nachgewiesen wurde. Betrachten wir erst die Muskulatur der niederen Wirbeltiere unter diesem Aspekt, so sehen wir dasselbe noch in viel höherem Grade. Ruge schreibt bei dem Sela-chier *Mustelus laevis*: „Gäbe die erste Kiemen-Spalte an der

Seitenfläche des Körpers nicht die natürliche Grenze der Hirnnerven-Distrikte an, so verlören wir hier ein wichtiges Kriterium für das Abgrenzen der serial homologen Abschnitte der oberflächlichen Ringmuskulatur.“ Wenn man auch hier einwenden könnte, daß bei diesen niederen Vertebraten an und für sich die Unterteilung der Muskulatur eine mangelhafte ist, so wurde doch immerhin von diesen Tieren schon die Einteilung der Muskulatur übernommen und außerdem handelt es sich nicht um Muskelverbindungen eines Hirnnerven, sondern um Muskelverbindungen verschiedener Hirnnerven.

Es ist demzufolge wohl nicht mehr recht einzusehen, wieso Fürbringer und Bijvoet den *M. biventer* und den *M. stylohyoideus* unbedingt aus einem ehemaligen Teilkonstriktor entstehen lassen wollen. Es hat vielmehr den Anschein als ob gerade bei den Säugetieren die einzelnen Teile des ehemaligen Konstriktors wie Bausteine verwendet würden, um nicht allzu selten etwas ganz Neues aufzubauen. Ich möchte auf diese Feststellung besonderes Gewicht legen, weil sie eine unumgängliche Voraussetzung meines späteren Erklärungsversuches der Hyoidverbindung sein wird.

Neben den für mich wertvollen Nebenergebnissen dieses sensationellen Fundes Voits stünde immer noch das Hauptergebnis als Beweis der Fürbringerschen Anschauung, wenn nicht bei den Varaniden Muskelbildungen bestünden, die eine andere Auslegung gestatten oder sogar erfordern.

C₂md spaltet sich bei diesen Tieren nach Ruge in mehrere Schichten auf. Die am tiefsten gelegene Schichte (als *C₂md* prof. bezeichnet) entspringt in der Occipitalregion und weiter kaudal an der Dorsalfacie und heftet sich mittels einer kurzen Sehne an den kaudalwärts vorspringenden Höcker des Kieferwinkels fest. Sie entspricht daher dem alten Stammuskel weitgehend. Die oberflächliche Schicht *C₂md* (superf.) entspringt ebenfalls an der Fascia dorsalis der Nackengegend, schließt mit ihrem Ursprung an erstere kaudal an und überkreuzt ihren Ansatz am Kieferwinkel. Die Fasern dieser oberflächlichen Schicht konvergieren gegen eine starke Sehne, die unterhalb des Mundwinkels beginnt und sich mehr als 2 cm vorwärts verfolgen läßt, um an der äußeren Fläche des Kiefers nahe dessen Ventralrande anzusetzen. Aus der Beschreibung und beigegebenen Abbildung ist zu entnehmen, daß die Insertion am Dentale erfolgt. Von dieser ober-

flächlichen Schichte zweigen einige Bündel in die Tiefe ab und gewinnen etwas näher dem Kieferwinkel ebenfalls am Kiefer Ansatz. Diese Schicht wird von Ruge als C_2md (med.) bezeichnet. Eine weitere in der Herkunft etwas unsichere Schicht beschreibt er als C_2md (hy); daß dies kein bedeutungsloser Sonderfall sein kann, zeigt als ein Vertreter der Vögel die Ente, wo wir ganz ähnliche Verhältnisse finden. Futamura fand dort den „*M. digastricus* aus drei Portionen bestehend, die auch von drei getrennten Ästen des *N. facialis* versorgt werden“. Die erste äußere Portion entspringt breit von der Parietal- und Occipitalgegend und setzt sich an der Außenfläche des proximalen Teiles des Unterkieferknochens an. Die zweite entspringt, bedeckt von der vorigen, von der lateralen Seite der Occipitalgegend und vereinigt sich dann mit distalen Teilen der vorigen. Die dritte Portion entspringt von der Innen- und Unterfläche des *Processus occipitalis lateralis* und setzt sich an der hinteren Kante des *Processus angularis internus* des Unterkiefers an.

Daraus geht hervor, daß C_2md die Möglichkeit einer Aufspaltung sogar dann besitzt, wenn stärkere Verschiebungen der Knochen und damit der Ansatzpunkte, wie dies bei den gewaltigen Umlagerungen im Bereich des Kiefergelenkes bei den Säugetieren geschieht, nicht aufgetreten sind.

Ruge, der den *M. mallei externus* noch nicht kannte, homologisierte, wie schon früher ausgeführt, C_2md (prof.) mit dem hinteren Biventerbauche der Säugetiere und leitete von C_2md (superf.) die Platysmagruppe der Säugetiere ab. Mir erscheint es indessen viel wahrscheinlicher, daß C_2md (prof.) bei *Putorius vulgaris* als Hammeranteil des *M. mallei externus* wiedergefunden wurde. In Anbetracht seines Ansatzes in der Nähe des primären Kiefergelenkes wurde C_2md (prof.) mit ihm verlagert und findet sich also am Hammer. C_2md (superf.) entspricht dagegen dem hinteren Biventerbauche, da er bereits am Dentale inserierte, so wie wir ihn in seiner Hauptmasse beim Pferd und Orang finden. Die Verlagerung des Ursprunges von C_2md (superf.) auf den Schädel ist wohl nicht schwer vorzustellen, nachdem der ventral an ihm anschließende C_2md (prof.) in Ermangelung einer Funktion nicht recht ausgebildet wurde und Platz gemacht hat. Ob sich nun die Platysmagruppe, was ja schließlich denkbar wäre, außerdem aus C_2md (superf.) entwickelt hat, ist für das Ziel dieser Arbeit unwesentlich und soll nicht diskutiert werden. Huber jedenfalls

leitet auf Grund seiner Untersuchungen bei Carnivoren, besonders der Katze, vom primitiven Sphinkter colli (C_2dv) alle drei Hauptschichten der Gesichtsmuskulatur ab (Sphinkter colli profundus, Platysma, Sphinkter colli superficialis).

Nach diesen Erörterungen sehen wir, daß sich zwei Meinungen gegenüberstehen, die mindestens Gleichberechtigung besitzen. Die eine Gruppe leitet den hinteren Biventerbauch von C_2hv ab und kann den Übergang des Ansatzes zur Mandibula, nachdem sich schon der Ursprung in ein Gebiet verschieben müßte, das ihm nicht von Haus aus eigen ist, nicht erklären. Die andere ältere Gruppe leitet den hinteren Biventerbauch von C_2md ab und kann den Übergang zum Hyoid nicht recht erklären. Sie bringt dafür zwar das Argument, daß zur selben Zeit, als der C_2md den Kiefer verläßt, gewaltige Umbauvorgänge im Bereich des Kiefergelenkes auftreten. Dieses Argument ist aber bestenfalls imstande zu erklären, wieso die Verbindung mit der Mandibula verlorengeht, nicht aber wieso in manchen Fällen der hintere Biventerbauch eine Verbindung mit dem Hyoid erhält. Sind wir daher in der Lage die Hyoidverbindung auf Grund C_2md ursprünglich nicht innewohnenden Faktoren zu erklären, so ist es offensichtlich, daß die Meinung der älteren Gruppe eine entscheidende Stütze erhält. Aus diesem Grunde kann man das Zustandekommen der Hyoidverbindung als Zentralproblem der Homologie des hinteren Biventerbauches betrachten.

Die Hyoidverbindung des *M. biventer* und die Homologie seines hinteren Bauches

Da der *M. biventer* aus zwei Bäuchen verschiedener Abkunft besteht und die Hyoidverbindung meist in der Nähe der Vereinigungsstelle zu finden ist, ist es möglich, daß sie entweder vom vorderen Bauche oder vom hinteren stammt. Meiner Meinung nach beschreitet die Natur beide Wege.

Der vordere Bauch ist als eine Abspaltung des *M. mylohyoideus* zu betrachten; er hat aus diesem Grunde von Haus aus Beziehungen zum Hyoid und kann eine unmittelbare Verbindung mit ihm eingehen, wie bei dem Insektivoren *Chrysochloris obtusirostris* und mehreren Edentaten. Auf diese Weise schließt er an die *Detractores laryngis* an, so daß ein besser oder schlechter unterteilter *M. sternomandibularis* entsteht und der hintere Bauch

erst allmählich eine Verbindung zum vorderen erhält. Als Abspaltung des *M. mylohyoideus*, wie Gegenbaur bereits annahm, hat aber auch der vordere Bauch Beziehungen zu jener ventralen medianen Aponeurose, die oft den hinteren Anteil der kaudalen Fläche des *M. mylohyoideus* bedeckt und mit ihr verwachsen ist. Sie reicht nach hinten meist bis ans Hyoid und verbindet sich mit diesem mehr oder weniger fest. Diese Aponeurose ist ein sehr alter Bestand des praehyoidalen Bindegewebes, das sich schon bei den Fischen findet und jederzeit sehr intime Beziehung zur Muskulatur und ihren Ansätzen hatte, so daß auch bei den Säugern manchmal noch die aboralen Muskelbündel des *M. mylohyoideus* davon entspringen. Durch Vermittlung dieser Aponeurose ist es dem vorderen Bauche möglich, eine mittelbare Hyoidverbindung zu erreichen. Aber auch dem *M. stylohyoideus*, der als ein Abkömmling von C_2hv zu bezeichnen ist, ist diese Bindegewebslager nicht fremd, da C_2hv dort seinen ventralen Ansatz hatte, wie *Cynocephalus* (Bijvoet) schön zeigt und wie später noch beschrieben werden wird. Alle bis jetzt erwogenen Möglichkeiten der Hyoidverbindung, die in ihrer Ausbildung außerordentlich schwankend sind, haben auch funktionell nicht die Bedeutung der Hyoidverbindung der noch zu beschreibenden zweiten Art, da sie schon der *M. mylohyoideus* selbst zu ersetzen in der Lage ist. Ich will die erste Art der Hyoidverbindung mit *Junctio hyoidea spuria* bezeichnen.

Die zweite Art der Hyoidverbindung, wie wir sie auch beim Menschen finden, geht ausschließlich vom hinteren Bauche aus, wenn auch nicht auf Grund einer C_2md innewohnenden Eigenschaft. Mir fiel bei der Durchmusterung der Tiere auf, daß diese Art der Hyoidverbindung immer nur dann ausgebildet war, wenn ein *M. mastoideohyoideus* fehlte; dieser Befund legt den Schluß nahe, daß dieser Muskel nicht spurlos geschwunden sei, sondern vielmehr mit dem hinteren Bauche verschmolzen und als Abkömmling von C_2hd dem hinteren Bauche die Beziehung zum Hyoidbogen aufgezwungen habe. Ich will diese Art der Verbindung als *Junctio hyoidea vera* bezeichnen (Abb. 13).

Es bedarf vielleicht noch einer näheren Begründung wieso es berechtigt erscheint, die bindegewebige Formation beim Menschen, welche die Zwischensehne an das Hyoid heftet, als eine Bildung des hinteren Bauches anzusehen. Bei *Macacus sinicus* hängt diese auf das Innigste mit einem Bindegewebsbestand zu-

sammen, der an der Innenseite des hinteren Bauches liegt und nach dorsal hin in die Muskelfascie desselben übergeht, während dies zum vorderen Bauche hin nicht der Fall ist. Außerdem beschreibt schon Henle in seiner Muskellehre die Hyoidverbindung des M. biventer beim Menschen folgendermaßen: „Die zwischen den Muskelbäuchen eingeschaltete Sehne liegt vor und über dem Zungenbein; zweierlei Vorrichtungen dienen dazu, sie in dieser Lage auch bei der Zusammenziehung des Muskels zu erhalten. Erstlich ihr Verhältnis zum M. stylohyoideus, dessen Fasern

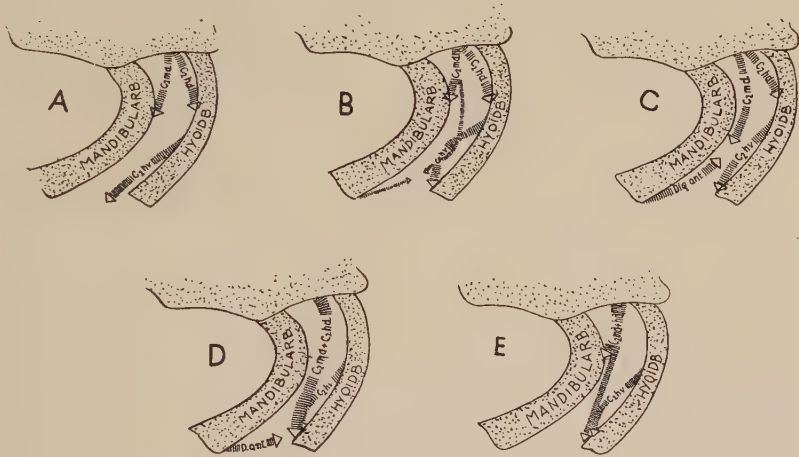


Abb. 13. Verhalten der tiefen Facialismuskulatur. (Schema: die Umbauvorgänge im Bereich des Kiefergelenkes wurden nicht berücksichtigt).

- A. Primitives Verhalten bei den Fischen.
- B. Beim Pferd.
- C. Bei den höheren Säugern, die einen M. mastoideohyoideus besitzen.
- D. Beim Menschen.
- E. Beim Orang

dicht oberhalb der Insertion am großen Zungenbeinhorne auseinanderweichen und einem von schleimigem Bindegewebe ausgekleideten Schlitz bilden, durch welchen die Sehne des Biventer wie durch einen am Zungenbeine befestigten Ring gleitet. Zweitens ihre Verbindung mit dem Körper des Zungenbeins durch eine fascienartige Ausbreitung von mannigfaltiger Form. Zuweilen entfaltet sich die ganze aus dem hinteren Bauch des Biventer hervorgehende Sehne fächerartig gegen den unteren Rand des Zungenbeinkörpers und der vordere Bauch entsteht mit neuen Bündeln an der unteren Fläche dieser Sehne. Gewöhnlich biegen die oberen Fasern der Zwischensehne in den vorderen

Bauch um, indes die unteren sich teilweise am Zungenbein befestigen, teilweise von den Muskeln beider Seiten her in der Mittellinie in Form eines transversalen zylindrischen Stranges oder einer derben Fascie zusammenstoßen. Auch in diesem Falle entwickeln sich Muskelfasern, die sich dem vorderen Bauch beigesellen, von den am Zungenbeine haftenden Sehnenfasern.“ Ich habe diese Beschreibung deshalb so genau wiederholt, weil sie dem Sachverhalt mit hoher Präzision gerecht wird.

Da die *Junctio hyoidea vera* nach obiger Vermutung nur durch Aufnahme des *M. mastoideohyoideus* zustande kommen kann, müssen wir die Forderung aufstellen, daß ein *M. mastoideohyoideus* überall dort fehlen muß, wo diese Art der Hyoidverbindung ausgebildet ist und dort, wo diese fehlt, ein solcher vorhanden sein muß.

Der *M. mastoideohyoideus* erhält daher für diese Betrachtung eine besondere Bedeutung. Er wird auch noch mit anderen Namen wie *mastohyoideus*, *mastoideostyloideus* (Cuvier), *jugulohyoideus* und *styloceratoideus* (Kinberg) bezeichnet. Er entspringt vom *Proc. paroccipitalis seu jugularis* oder auch vom *Proc. mastoideus* und inseriert in der Regel am *Stylohyale*, also einem Derivat des Hyoidbogens. Man findet ihn bei mehreren Huftieren (Pferd, Schwein, Hippopotamus, Wiederkäuern), wie Leche, bei Elefant und *Xenarthra*, wie Lubosch, und außerdem bei Nagern, Insektivoren und Monotremen, wie Eisler berichtet. E. Huber beschreibt ihn als *jugulohyoideus* beim Hunde und betrachtet ihn infolge seiner Innervation als eine Abspaltung des *M. biventer*. Wenn man unter Abspaltung nicht mehr verstehen will, als daß sich aus dem Material, aus dem unter Umständen sonst nur ein hinterer Bauch wird, doch noch ein Muskel abspaltet, so ist nichts dagegen einzuwenden. Wenn man aber darunter nähere verwandtschaftliche Beziehungen verstehen will, was aus der Begründung der Innervation undeutlich hervorgeht, so ist der Einwand von S. 421 ff. ebenso hier gültig.

Edgeworth faßt auf Grund umfangreicher entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen den *M. mastoideohyoideus* und *M. stapedius* auch nach meinen Erwägungen völlig gerechtfertigt zu einer Einheit zusammen und bezeichnet sie als *M. levator hyoidei*. Dieser empfängt auch wie sonst der *M. stapedius* feine Nervenzweige, die proximal von der *Chorda tympani* vom *N. facialis* abgehen. Bei den Monotremen, denen der *M. stapedius* fehlt (Esch-

weiler), ist ein einheitlicher *M. levator hyoidei* vorhanden, der erst bei den Ditremata in diese beiden Muskeln zerfällt. Da der Stapes ein Derivat des Hyoidbogens ist, bewirkte er durch seine Verlagerung in das Mittelohr eine Spaltung in *M. stapedius* und *M. mastoideohyoideus*, ähnlich wie die Verlagerung der primitiven Mandibula im Zuge des Umbaus des Kiefergelenkes zu einer Abspaltung des Hammeranteiles des *M. mallei externus* (Voit), vom Depressor mandibulae also C_2md kam. Der *M. levator hyoidei* ist C_2hd voll homolog und demzufolge entspricht der *M. mastoideohyoideus* streng genommen nur einem Teil von C_2hd . Die Behauptung Ruges C_2hd habe sich fraglos im *M. stapedius* erhalten, ist daher nicht ganz exakt.

Da wir die Verschmelzung des *M. mastoideohyoideus* mit dem hinteren Biventerbauche annehmen, müssen wir auch die Wahrscheinlichkeit einer solchen untersuchen. Die räumliche Nachbarschaft und der häufig gemeinsame Ursprung am Proc. paroccipitalis und die Verwachsung der beiden Ursprünge oder sogar der ganzen Muskeln wie bei *Talpa europaea*, läßt dieses Geschehen nicht ganz unwahrscheinlich erscheinen. Lehrbücher wie L. Franck, beschreiben ihn eigentlich nur als eine Portion des zweibäuchigen Muskels des Unterkiefers oder rechnen ihn wie Martin direkt zur Digstricusgruppe. Im Lehrbuch Ellenberger-Baum wird die Meinung vertreten, daß man ihn sowohl zum *M. stylohyoideus* als auch zum Biventer rechnen könne. Diese Lehrbücher kamen wohl zu dieser Auffassung durch den Eindruck, den diese Muskeln auf Grund ihrer Lagerungsverhältnisse machten. Außerdem spricht für die Möglichkeit einer solchen Verschmelzung, daß die Abspaltung bei der Ontogenese äußerst spät erfolgt. Futamura findet beim Schwein, daß sich bei einem Embryo von 15 mm bereits der *M. stylohyoideus*, der *M. mastoideohyoideus* aber erst bei 21 mm abgetrennt hat, gleichzeitig als der *M. biventer* am Processus mastoideus Ansatz gewinnt. Eschweiler bestätigt diese Angabe und findet bei 24 mm eine noch bessere Trennung des *M. mastoideohyoideus*.

Ein schönes Beispiel für die Verschmelzung von zwei Muskeln zum hinteren Biventerbauche finden wir bei *Macacus sinicus*. Hier erhält dieser Muskel zwei Nervenäste, die getrennt vom N. facialis abgehen und ihn an weit auseinandergelegener Stelle betreten. Der eine Nervenast entsteht unmittelbar unterhalb des Foramen stylomastoideum und senkt sich nach kurzem Verlaufe

in den hinteren Teil des Muskels ein, wie sich sonst der Ast für den *M. mastoideohyoideus* verhält. Der andere geht etwas distaler vom *N. facialis* ab und erreicht den vorderen Anteil des hinteren Biventerbauches, indem er seine oberflächliche Seite teilweise kreuzt. Dieser Ast dürfte mit demjenigen zu vergleichen sein, der bei ausgebildetem *M. mastoideohyoideus* den Venter posterior allein versorgt.

Wie allgemein bekannt ist, kommt es auch häufig nicht zur Abspaltung des *M. stylohyoideus* vom hinteren Biventerbauche und Bijvoet schreibt, daß dann der *M. biventer* meist mit dem Hyoid verbunden ist, „was wohl die Folge davon sei, daß der *M. stylohyoideus* sich nicht abgespalten hat“.

Dem vermag ich nicht recht beizupflichten, weil wir fast mehr Fälle finden, die eine Ausnahme darstellen als die Regel. Die Marsupialier haben keinen *Stylohyoideus*, sie haben auch oft keinerlei Hyoidverbindung. Ein *M. stylohyoideus* fehlt *Erinaceus*, *Galemis pyrenaeica*, *Potos flavus*, *Nyctalus noctula*, *Cavia cobaya*, *Myopotamus coypus*, *Putorius vulgaris* u. a., aber sie besitzen keine Hyoidverbindung, die vom hinteren Bauche ausgeht. Wir wissen jedoch sehr wohl, daß er unter Umständen eine *Junctio hyoidea spuria* durch Aufnahme in den hinteren Bauch dank seiner alten Beziehung zur medianen ventralen Aponeurose entweder aus eigener Kraft oder in Gemeinschaft mit dem vorderen Bauche bewirken kann.

Für die schwankende Ausbildung dieser *Junctio hyoidea spuria* nach Aufnahme des *M. stylohyoideus* haben wir keine hinreichende Erklärung. Es sei denn, daß wir die Kraft des hinteren Bauches einmal für ausreichend zur Lösung dieses Muskels vom Hyoid halten und das anderemal nicht.

Nach dieser Feststellung drängt sich uns die Frage auf, warum sich der *M. mastoideohyoideus* und der *M. stylohyoideus* bei der Aufnahme in denselben Muskel so grundverschieden verhalten sollen. Der eine (*M. mastoideohyoideus*) macht, soweit man das jetzt schon sagen kann, immer eine unmittelbare Hyoidverbindung, während der andere (*M. stylohyoideus*) nur manchmal eine mittelbare formt.

Würden wir den *M. stylohyoideus* von C_2 hd ableiten, wie beim *M. mastoideohyoideus*, so wäre ein grundsätzlich unterschiedliches Verhalten unmöglich. Da dieses aber offensichtlich besteht, wie meine Untersuchungen ergaben, erhält die von Ruge als

zweite und wahrscheinlichere Möglichkeit, ihn von C_2hv abstammen zu lassen, eine weitere Stütze. Bei einer Ableitung des *M. stylohyoideus* von C_2hd müßte die dorsale Anheftung vom Schädel auf den *Proc. styloides* übergegangen sein, so daß bei einer Verschmelzung mit dem hinteren Bauche des *M. biventer* wohl dieser frisch erworbene Ursprung leicht wieder aufgegeben worden wäre, nicht aber der seit altersher am Hyoidbogen fixierte ventrale und wir hätten die gleichen Bedingungen, als wenn der *M. mastoideohyoideus* in den Verband aufgenommen würde. Die Folge müßte also in jedem Falle eine *Junctio hyoidea vera* sein. Da dem aber wie schon festgestellt nicht so ist, sind wir gezwungen; den *M. stylohyoideus* von einem anderen Teilkonstriktor abzuleiten und C_2hv gibt uns nicht nur die Möglichkeit eines unterschiedlichen Verhaltens, sondern auf Grund phylo- und ontogenetischer Befunde ein bis ins kleinste gehendes Verständnis, warum die unmittelbar hyoidbindende Kraft diesem Muskel fehlen muß und warum bestimmte Anheftungen des *M. biventer*, die man als *Junctio hyoidea spuria* bezeichnen kann oder irgendwelche Rudimente davon zur Ausbildung kommen. Eines besseren Verständnisses wegen dürfte es deshalb angezeigt erscheinen, die phylogenetischen Ergebnisse Ruges über den Muskel C_2hv auszugsweise wiederzugeben.

C_2hv der Fische

C_2hv zeigt bei den Selachiern, wo *Heptanchus* bezüglich der Facialismuskulatur am tiefsten steht, folgendes Verhalten. Der Muskel entsteht an der ventralen medianen Aponeurose zusammen mit der oberflächlichen, mandibularen Portion C_2mv , setzt in der Hauptsache am Hyoidstück fast bis in die Gegend des Kiefergelenkes an und erreicht auch noch die Innenfläche der Mandibula. Bei *Mustelus laevis* finden wir ähnliche Verhältnisse bis auf eine größere Selbständigkeit als bei anderen Haien. „Der unmittelbare Zusammenhang zwischen beiden Lamellen, welcher bei den anderen Formen die genetische Einheit noch vorstellt, ist bei *Mustelus* aufgegeben“ (Ruge). Der Ansatz findet an der Ventralfläche der hinteren Hälfte des Hyoidstückes statt. Vetter findet bei *Scymnus* ähnliches Verhalten. Von einem medianen Sehnenstreifen zieht dieser Muskel ebenfalls unter Wahrung größerer Selbständigkeit zur hinteren Hälfte des kräftigen, unteren Zungenbein-Bogenstückes.

Bei den Rajae führt C_2hv den Namen *Depressor hyomandibularis*. Er entspringt an der ventralen Median-aponeurose und setzt am Hyomandibulare an.

Die Holocephalen zeigen durch *Chimaera monstrosa* ein besonderes Verhalten. C_2md ist mit C_2hv noch enger verbunden. C_2mv ist zur

Aponeurose geworden. C_2hv zeigt einen Längsverlauf, entspringt am Ceratohyale und zieht zur Unterkiefersymphyse.

Bei den Ganoidei erschwert die Umänderung des Kiefer-Zungenbein-Apparates die Beurteilung. C_2hv des *Acipenser* kommt mit C_2dv verbunden aus der Medianebene und heftet sich am hinteren Rande des Hyoidstückes fest.

Bei den Dipnoi erfolgt die feste Verschmelzung des Palatoquadratum mit dem Schädel und die Umwandlung des Dorsalabschnittes des Hyoidbogens. Der Ursprung von C_2hv hat sich gegenüber den primitiven Haien auf hintere Strecken des Hyoid verschoben. Während der Verlauf bei *Ceratodus Forsteri* noch mehr oder weniger transversal ist und der ventrale Ansatz an einer aponeurotischen medianen Membran erfolgt, ist der Verlauf bei *Protopterus annectens* mehr längs. Der Ansatz erfolgt an einer derben aponeurotischen Membran, die hinter der Symphyse der Mandibula ausgebreitet ist; sein Ursprung erfolgt am dorsalen Hyoidstück.

Diese bei den Dipnoi angebaute Entwicklung wird bei den Teleostei weitergeführt, so daß wir hier einen Muskel finden, der vom Hyoid zur Mandibula zieht.

C_2hv der Amphibien

Bei den Perennibrachiaten *Siredon* und *Menobrachius* finden wir bei C_2hv einen transversalen Verlauf vom Hyoid zu einem medianen ventralen Sehnenstreifen an C_2dv angeschlossen. Also ein ähnliches Verhalten wie bei den Squaliden.

Bei den Derotremen *Menopoma alleghaniensis* und *Cryptobranchius japonicus* ist über den ventralen Ansatz nichts Besonderes zu erwähnen. Er erfolgt am medianen Sehnenstreifen und ist an C_2dv angeschlossen. Im Hinblick auf den Ursprung aber ist etwas grundsätzlich Neues aufgetreten. Die Verlagerung des Ursprunges nach dorsal hat dazu geführt, daß er außer am Hyomandibulare auch noch am Schädel erfolgt. Bei dem Salamandrin *Geotriton fuscus* finden wir den Ursprung am gekrümmten hinteren Zungenbeinhorn, das mit dem Knorpel des Quadratum zu verschmelzen beginnt; der Ansatz liegt an einer breiten medianen Aponeurose.

Bei den Anuren (*Rana*) liegt der Ursprung am vorderen knorpeligen Zungenbeinhorn, welches aus dem knorpeligen Os petrosum hervorgegangen ist. Er verläuft transversal und setzt an der Linea alba an.

Seine Ausmaße sind hier sehr bescheiden und er ist an den M. submaxillaris angelagert.

C_2hv der Reptilien

Bei den Saurier *Hatteria punctata* liegt sein Ursprung am dorsalen Anteil des Zungenbeins, medial vom Kieferwinkel; der Ansatz findet an der medianen Raphe statt. Er wird von C_2dv weitgehend überlagert, wobei die Grenzen beider Muskeln verwischt sind. Bei *Varanus bivittatus* fehlt nach den Angaben Ruges C_2hv und er spricht die Vermutung

aus, daß dieser Muskel vielleicht in C_2mv übergegangen sein könnte. Mir allerdings will es nicht ausgeschlossen erscheinen, daß er in der Form des C_2md (hy) vorhanden ist. Dieser zieht vom Hyoidbogen zur Mandibula und zeigt damit ein Verhalten, welches einem C_2hv auch nicht ganz fremd ist. Bei den Crocodilini (*Alligator lucius*) entsteht dieser Muskel nicht am Hyoid, sondern sogar an der Wirbelsäule. Die divergierenden Bündel erreichen in großer Ausdehnung die ventrale Medianlinie und der Ansatz erfolgt teilweise am knorpeligen Visceralskelett, teilweise mit C_2dv verbunden an der Linea alba.

Wenn wir aus diesen Ergebnissen, die wir zum allergrößten Teil Ruge verdanken, das Prinzipielle von C_2hv zu umfassen versuchen, so können wir sagen, daß sein ventraler Ansatz so gut wie immer an einer ventralen medianen Aponeurose stattfindet und nicht direkt am Hyoidbogen. Sein Ursprung liegt am Hyoidbogen und zeigt im Laufe der Phylogenese die eindeutige Tendenz, sich nach dorsal zu verlagern, manchmal sogar über den Hyoidbogen hinaus bis auf den Schädel oder gar auf die Wirbelsäule.

Betrachten wir demgegenüber den *M. stylohyoideus* der Säugetiere, so ist sein Ursprung vom Proc. styloides, vom Stylohyale, Proc. paroccipitalis oder Proc. mastoides ohne Schwierigkeiten verständlich. Der ventrale Ansatz direkt am Os hyoides müßte eine Neuerwerbung sein. Ganz unverständlich ist dies aber bereits aus den Angaben Ruges nicht, denn er schreibt über C_2hv bei *Mustelus laevis*: „vordere Bündel sind zur ventralen Aponeurose verfolgbar, hintere verstreichen auf ventralen Rändern des Zungenbeinbogens und auf der Kiementaschenwand vor dem 1. äußeren Kiemenbogen.“ Der *M. stylohyoideus* der Mammalien inseriert gewöhnlich am Hyoidkörper oder am hinteren Hyoidhorn. Es ist nicht restlos geklärt, ob der Hyoidkörper aus einem Basihyale und einem Basibranchiale oder nur aus einem Basibranchiale allein besteht. Das hintere Horn ist ein Abkömmling des 1. Branchialbogens und wird deshalb auch Cornu branchiale primum genannt. Daraus geht hervor, daß *Mustelus* schon den Weg anzeigt, der zu den Insertionsverhältnissen bei den Mammalien führt. In die gleiche Richtung weisen die ontogenetischen Befunde Edgeworths und schließen die letzte Lücke dieser Betrachtung in überzeugender Weise. Edgeworth fand bei einem Schweineembryo von 14 mm, daß sich der vordere Ansatz des „Hyoid-Ventralkonstriktors“ durch eine ventrale Aponeurose, die ventral und vor dem Hyoidbogen gelegen ist, mit dem gleich-

namigen der anderen Seite vereinigt. Erst bei einem Embryo von 32 mm gewinnt der „Hyoid-Ventralkonstriktor“ Verbindung zum Branchialcornu des Hyoid und wird dadurch zum *M. stylohyoideus*. Auch Kallius beschreibt bei einem 27-mm-Embryo des Schweins, daß der *M. stylohyoideus* teilweise in eine Fascie vor dem Hyoid unter dem *M. mylohyoideus* ausläuft und teilweise am Hyoid ansetzt. Aus dem „Hyoid-Ventralkonstriktor“ Edgeworths entsteht bei der Entwicklung des Schweins und Kaninchens eine ventrale und dorsale Portion. Aus der ventralen Portion wird der *M. stylohyoideus*, aus der dorsalen Portion der hintere Bauch des *M. biventer* und der *M. jugulohyoideus* oder *jugulobrachialis*. Der *M. stylohyoideus* der erwachsenen Tiere kann zur Mittellinie gehen und seine primitive Kondition mehr oder weniger bewahren, indem er sich dort mit dem Muskel der anderen Seite vereinigt (*Felis leo*), oder in eine Aponeurose ausläuft, die vor dem Hyoid gelegen ist (*Cynocephalus*). Er kann aber auch im Laufe der Phylogenese eine zusätzliche Insertion am Hyoid gewinnen. Diese ist bei *Felis domestica* noch sehr undeutlich, bei *Capra hircus* schon besser ausgebildet und findet sich auch bei *Ursus* und *Elephantulus myurus jamesonii*. Manchmal rekapituliert die Ontogenese noch diesen Vorgang, wie *Sus scrofa* zeigt. Von dieser Art des Ansatzes finden wir alle Übergänge zum alleinigen Ansatz am Körper des Hyoid, wie er bei den meisten Tieren vorkommt oder sogar am Cornu branchiale desselben, wie beim Kaninchen.

Damit kann wohl die Abkunft des *M. stylohyoideus* aus C_2hv als gesichert gelten.

Wenn also der *M. stylohyoideus* in den hinteren Bauch des *M. biventer* aufgenommen wird, wie es ja zuweilen vorkommt, so wird der Ursprung, der sowieso schon eine Tendenz der Dorsalverschiebung besitzt, ohne Schwierigkeiten in den Verband einbezogen werden, ohne eine besondere Beeinflussung des *M. biventer* hervorzurufen. Der Ansatz des Muskels hat zwar primitive Beziehungen zu einer ventralen medianen Membran und deshalb zum *M. mylohyoideus*, nicht aber zum Hyoid, denn diese wurde erst im Laufe der Phylogenese erworben. Es ist nach diesen Ausführungen gerade zu erwarten, daß auch das ventrale Ende bei der Aufnahme in einen größeren Verband keine unmittelbare Hyoidbindende Kraft auf diesen ausübt. Bestenfalls kommt es zu einer Junktio hyoidea spuria wie bei den Muriden

oder man findet Rudimente davon in Form von einigen sehnigen Bündeln, die vom vorderen Ende des hinteren Biventerbauches oder der *Inscriptio tendinea* an die kaudale Fläche des *M. mylohyoideus* auslaufen. Für diesen Fall bin ich in der Lage, ein schönes Beispiel in Form von *Nyctalus noctula* zu geben. Bei diesen Chiropteren herrschen die gleichen Verhältnisse wie bei *Rhinolophus ferrum equinum* bis auf den Unterschied, daß *Rhinolophus* einen *M. stylohyoideus* hat, *Nyctalus* aber nicht. Dafür besitzt *Nyctalus* einen sehnigen Streifen, der vom vorderen Ende des hinteren Biventerbauches kaudal vom *M. mylohyoideus* nach vorne medial verläuft und sich mit dem der anderen Seite weit vor dem Hyoid vereinigt. Es kann kein Zweifel sein, daß dies eine Bildung des aufgenommenen *M. stylohyoideus* ist. Bei *Erinaceus* finden wir eine ganz ähnliche Bildung. Auch der Goldhamster zeigt einen derartigen sehnigen Streifen bei fehlenden *M. stylohyoideus*, nur erreicht dieser die Mittellinie nicht und heftet sich an der Unterfläche des *M. mylohyoideus* etwas vor dem Hyoid an. Bei einigen Arten, wie z. B. *Myopotamus*, *Cavia* und *Lepus*, finden wir keine Formbildungen mehr, die auf den *M. stylohyoideus* direkt schließen ließen. Ob hier dieser Muskel völlig erscheinungslos in den hinteren Biventerbauch aufgenommen wurde oder ob er überhaupt nicht zur Ausbildung kam, ist mit Sicherheit wohl nicht zu sagen. Wenn E. Huber schreibt: „So kann man den *Stylohyoideus* beim Hund in allen Stadien der Rückbildung antreffen, wie die Zusammenstellung in Abb. 5a—e veranschaulicht,“ so ist in dieser Hinsicht nichts ausgesagt. An einer anderen Stelle heißt es ähnlich: „Die große Variabilität in der Ausbildung des *M. stylohyoideus* deutet darauf hin, daß dieser Muskel sich im Reduktionszustand befindet.“ Die Abbildungen und dazugehörigen Beschreibungen weisen aber darauf hin, daß es sich eher um eine Verschmelzung zu einem Muskel handelt, da sowohl Ansatz wie Ursprung getrennt Verbindungen mit dem hinteren Bauche eingehen. Diese Verbindungen des *M. biventer* mit dem *M. mylohyoideus* oder der ventralen medianen Aponeurose müssen nicht immer, wie an anderer Stelle schon ausgeführt wurde, eine Bildung des *M. stylohyoideus* sein, sondern können auch durch den vorderen Bauch selbst entstanden sein, wie *Felis domestica* in eindeutiger Weise zeigt, wenn man nicht eine Teilung des *M. stylohyoideus* annehmen will.

An dieser Stelle will es mir geboten erscheinen, auf ein Argu-

ment zur Ableitung des hinteren Biventerbauches von C_2 hv einzugehen, das in jüngster Zeit von Fiedler erhoben wurde.

Er schreibt: „Wir finden bei den *Marsupialia* einigemale (siehe Bilder von *Macropus giganteus* und *Onychogale lunatus* bei Toldt (1908), *Cuscus maculosus* bei Bijvoet (1908) muskulöse oder sehnige Elemente in der Mediane sich vereinigen, die sicher dem caudalen Bauch zuzurechnen sind, fänden also hier den primitiven Fall des Hyoidkonstriktors noch angedeutet, zugleich aber bei ihnen auch Verhältnisse, die — unter Außerachtlassung des Styloh. — an solche bei *Erinacoidea* erinnern (vgl. *Cuscus maculosus* und *Erinaceus* (Abb. 5 B) oder *Trichosurus vulpecula* nach Toldt (1908) und *Podogymnura*). Wo nun späterhin sehnige Bogen über die Mitte hin bestehen, wie bei *Podogymnura*, *Erinaceus* oder vielen *Prosimii*, verlaufen diese derart aus der Zwischensehne heraus, daß sie ohne weiteres als dem hinteren Anteil zugehörig gedeutet werden können, wobei die Tatsache, daß diese Bögen Fasern des rostralen Bauches als Ursprung dienen, wohl nicht weiter stört.“

Nur diejenigen von den angeführten Tieren, die keinen *M. stylohyoideus* haben, wie *Macropus giganteus*, *Cuscus maculosus* und *Trichosurus vulpecula* zeigen deutliche Verbindungen der Muskelfasern des hinteren Bauches mit dieser ventralen medianen Aponeurose. *Onychogale lunatus* besitzt eine Abspaltung des hinteren Biventerbauches an der medialen Seite, die teils am Hyoid, teils am *M. mylohyoideus* ansetzt und unschwer als *M. stylohyoideus* zu identifizieren ist. Der restliche Teil ist der hintere Biventerbauch selbst, der sich sodann durch eine Inscription mit dem vorderen Bauche ohne jede Hyoidverbindung vereinigt. *Erinaceus*, der ebenfalls keinen *M. stylohyoideus* besitzt, hat an seiner Stelle, wie ich schon oben ausführte, diesen Bindegewebszug. Da man durch einen nicht abgespaltenen *M. stylohyoideus* diese Bildungen im Hinblick auf seine primären Beziehungen zur medianen Ventralaponeurose leicht erklären kann, ist eine Außerachtlassung wohl nicht angezeigt. Die Muskelverhältnisse bei *Podogymnura*, denen Fiedler eine zentrale Stellung einräumt, von der ausgehend sich alle anderen Zustände erklären ließen, widersprechen auch meinen Ansichten nicht, denn hier erhält ein Teil des vorderen Bauches innige Beziehungen zur medianen Ventralaponeurose, was aus dem früher Gesagten ohne weiteres verständlich ist. Es spricht nicht dagegen, daß sich diese mediane

Ventralaponeurose mit der Inscriptio tendinea des *M. biventer* vereinigt, denn die Inscriptio ist nicht von Haus aus eine Bildung des hinteren Bauches.

Wenn man das Bild des *Macacus rhesus* betrachtet, wo sich die Zwischensehne fast in der gleichen Stärke in jenem scharf abgesetzten Bogen unter dem *M. mylohyoideus* fortsetzt, der beide Zwischensehnen miteinander verbindet, so erweckt es durchaus den Eindruck, als ob dieser Bogen eine Bildung des hinteren Biventerbauches wäre. Aber schon *Macacus maurus* zeigt diesen Zug nicht so gut abgegrenzt. Einen wertvollen Befund zeigt *Rupicapra*. Hier ist der hintere Bauch verhältnismäßig kurz, die Zwischensehne erscheint nicht mehr unbedingt als unmittelbare Fortsetzung und der Bogen breitet sich gegen die Medianlinie hin flächenhaft aus. Er verbindet sich dort mit dem *M. mylohyoideus* und ahmt das Bild einer medianen Ventralaponeurose nach. Beachtlich ist, daß im ganzen Bereich dieses Bogens, weit über den hinteren Rand des *M. mylohyoideus* hinaus, Muskelfasern des vorderen Bauches bis fast an das vordere Ende des hinteren Bauches ansetzen, so daß die gesamte Ausdehnung des Bogens im Bereich des vorderen Bauches liegt. Dieser Umstand ist wohl nicht als Zufälligkeit zu beurteilen, da die Abgrenzung des Bogens bei den Cerviden noch mehr verlorengeht. Als letztes Glied dieser lückenlosen Reihe finden wir sodann *Podogymnura*, der durchaus eine zentrale Stellung besitzen dürfte, wie Fiedler meint, nur in einem anderen Sinne. Demnach dürfte dort dieser Bogen ein Abkömmling der medianen ventralen Aponeurose sein, an die der vordere Bauch Anschluß erhält. Durch die Vereinigung der beiden Biventerbäuche wird der Bogen erst mit dem hinteren Bauche und der Zwischensehne in Verbindung gesetzt, die mit ihm aus funktionellen Gründen ein mehr oder weniger einheitliches Gebilde formt. In Anbetracht der durch die Innervation aus zwei verschiedenen Nerven bedingten Labilität des *M. biventer* anerkennt Fiedler funktionelle Gründe, wenn bei nahe verwandten Formen Verschiedenheiten in der Muskelausbildung gefunden werden. Funktionelle Gründe müßte man aber wohl am ehesten beim Zustandekommen des Sehnenbogens gelten lassen.

Auf Grund dieser Untersuchungen kommt man zu dem Ergebnis, daß der hintere Biventerbauch immer die Komponente C_2md beinhaltet. Durch den Umbau im Bereich des Kiefergelenkes verliert er meist die Verbindung zur Mandibula und

sein vorderes unbesetztes Ende sucht die Anlehnung an den vorderen Bauch (Abb. 13 C). Ist ein *M. stylohyoideus* nicht ausgebildet, so kann man dort, wo Zeichen einer Aufnahme dieses Muskels bestehen, mit Sicherheit und dort, wo diese fehlen, mit Wahrscheinlichkeit damit rechnen, daß der hintere Bauch die Komponente C_2hv enthält. Dort wo ein *M. mastoideohyoideus* nicht ausgebildet ist und eine *Junctio hyoidea vera* besteht, besitzt er auch noch einen Teil der Komponente C_2hd (Abb. 13 D). Der andere Teil findet sich im *M. stapedius*.

Durch eine rein formale Verschmelzung des *M. mastoideohyoideus* mit dem hinteren Bauche des *M. biventer* ist die Entstehung der *Junctio hyoidea vera* nicht zu verstehen, denn die Verbindung mit dem Hyoidbogen müßte dann wesentlich weiter dorsal erfolgen, da der *M. mastoideohyoideus* den Körper des Hyoid normalerweise nicht erreicht. Bei der Aufnahme des *M. mastoideohyoideus* kommt es vielmehr zu einer *A b l e n k u n g* des vorderen Endes des hinteren Biventerbauches gegen das Hyoid hin, und wir sind in diesem Falle gezwungen, Entwicklungstendenzen der einzelnen Muskeln anzunehmen, die sich gegenseitig zu beeinflussen in der Lage sind. Es hat fast den Anschein, als ob diese wie Kräfte eines Kräfteparallelogrammes wirken würden und die Resultierende die *Junctio hyoidea vera* wäre. Der hintere Bauch, der durch den Skelettumbau im Bereich des Kiefergelenkes seine Verankerung an der Mandibula verloren hat, versucht sich an Muskulatur anzulehnen, die ihrer Innervation gemäß zum Mandibularbogen gehört und formt einen *M. biventer*. Dadurch erlangte der hintere Bauch einen hohen Grad der Freiheit von seinem zuständigen Kiemenbogen und der *M. mastoideohyoideus* als ein Abkömmling von C_2hd ist in der Lage, durch seine Aufnahme in diesen Muskel ihm die Hyoidbindung aufzuzwingen.

Kritische Betrachtung der Verhältnisse bei den primitiven Säugern auf Grund der oben gewonnenen Anschauungen

Besondere Verhältnisse bei den primitiven Säugern ließen eine unmittelbare Verwendung nicht zu. Da aber eine mittelbare gegeben sein muß, erfolgt ihre Untersuchung an dieser Stelle.

Schon Vetter wies auf Grund der serialen Homologie darauf hin, daß bereits die Fascialismuskulatur der *Selachier* gegenüber

der nach hinten folgenden Kiemenmuskulatur eine hochgradige Differenzierung aufweist. Während die einzelnen Muskelsepten an den ihnen zugehörigen Visceralbogen ansetzen, ist dies bei der Facialismuskulatur nicht der Fall. Der Grund wird in der Rückbildung des dorsalen Stückes des Hyoidbogens und der Anlagerung des letzteren an die Innenfläche des Kieferbogens erblickt. Ruge, der die gleiche Meinung vertritt, schreibt: „Diese an den Kieferbogen festgehefteten, vom Facialis innervierten Bündellagen formen eine oberflächliche Schichte, welche die zum Zungenbeinbogen ziehenden, tiefergelagerten Bündel bedecken. Alle an den Hyoidbogen festgehefteten Elemente stellen den Rest einer ursprünglich wohl allein vorhandenen Schichte vor, von welcher aus die maxillo-mandibularen Elemente erst ihre Entstehung genommen haben werden.“ Wie seine Untersuchungen zeigen, geht bei *Acanthias vulgaris* und *Scymnus lichia* C₂hd direkt in C₂md über. „Bei Hexanchus und namentlich Mustelus ist der Bündel-Anschluß zwischen der oberflächlichen und tiefen Schichte ein äußerst enger, indem die Insertionen vom Kiefer auf den Zungenbeinbogen durch Vermittlung der starken hyo-mandibularen Ligamente direkt übergreifen. Hier besteht oftmals keinerlei Scheidung mehr.“ Ruge stellte sich vor, daß von der Kiefergelenksgegend aus die Ausdehnung der Facialismuskulatur rostralwärts auf den Unter- und Oberkiefer erfolgt sei. Diese Annahme, daß die am Kieferbogen ansetzende Facialismuskulatur gegenüber der am Hyoidbogen eine sekundäre Bildung sei, ist vorher schon von Vetter vertreten worden, der sich die Verlegung der Muskulatur auf den Unterkiefer ebenfalls vom hinteren Ende des Hyoid aus dachte. Betrachten wir die Dinge von diesem Gesichtspunkt aus, so ist es gar nicht mehr so unwahrscheinlich, daß sich C₂md wieder mit C₂hd unter bestimmten Bedingungen vereinigt, wie es im Falle des *M. mallei externus* (Voit) oder bei meiner Ansicht über das Zustandekommen der Hyoidverbindung besteht. Die vergleichende Embryologie war durch Edgeworth außerdem imstande, diese vorauseilenden Erkenntnisse in überzeugender Weise zu stützen. Er sagt: daß bei Dipnoern, Urodelen und Sauropsiden der *M. depressor mandibulae* ursprünglich als *Levator hyoidei* vorhanden ist und mit Ausnahme von *Protopterus* erst allmählich eine Verbindung mit dem hinteren Ende des Meckelschen Knorpels eintritt. Auch bei

Scyllium und Salmo dehnt sich der *M. levator hyoidei* in sehr spätem Entwicklungszustand bis zum Quadratum aus.

Betrachten wir nach diesen Erörterungen die tiefe Facialismuskulatur der Monotremen nach der Beschreibung Bijvoets und Toldts, so müssen wir feststellen, daß sowohl *Echidna* wie *Ornithorhynchus* im Gegensatz zu den anderen Säugern keinen *M. digastricus* besitzen. Ein *M. styloideus* entspringt bei *Ornithorhynchus anatinus* mit einigen Fleischbündeln am Stylohyoid mit anderen an der Hinterwand des knorpeligen, äußeren Gehörganges und inseriert an der ventralen Bindegewebsmasse. Bei *Echidna hystrix* verhält er sich ganz ähnlich. Der Ursprung liegt hinter dem äußeren Gehörgange am hinteren Rande des Stylohyale und gelangt zur medialen Insertion. Der *M. styloideus* ist infolge seiner überaus großen Ähnlichkeit mit dem *M. stylohyoideus* höher entwickelter Säuger schon von Ruge, wie oben ausgeführt, seinerzeit benutzt worden, um die Abstammung des letzteren von C_2hv wahrscheinlich zu machen. So daß also C_2hv dem *M. styloideus* und auch dem *M. stylohyoideus* homolog ist. Dieser Meinung vermag ich mich voll anzuschließen. Die Monotremen besitzen einen *M. mastoideohyoideus*, der vom Mastoid entspringt und sich am Stylohyale anheftet. Da diese Tiere keinen *M. stapedius* besitzen, ist dieser Muskel als ein voller Abkömmling von C_2hd zu bezeichnen, solange sich die von Eschweiler abgelehnte Vermutung Fürbringers nicht bewahrheitet hat, daß der Muskel angelegt worden sein müsse und sich nur bei frühen Vorfahren rückgebildet habe, wie vielleicht die genaue Durchmusterung von Embryonen ergeben könnte. Von C_2md finden wir keine Spur und es scheint, daß dieser Muskel hier völlig fehlt. In dieser Auffassung werden wir noch dadurch bestärkt, daß an seiner Stelle der „*Detrahens mandibulae*“ vorhanden ist, wie ihn Schulman nennt (*Digastricus* Fewkes, Westling, Chaine, Toldt; *Depressor maxillae inf.* Leche), der hinter der *Fossa glenoidalis* des Unterkiefergelenkes entspringt und in der Nähe des *Proc. coronoides* ansetzt. Dieser Muskel erhält seine Innervation aus dem *Ramus masticatorius dorsalis* wie Westling, Schulman, Fürbringer und Lubosch feststellten und gehört daher in den Verband der Kaumuskultur. Der Unterkiefer liegt in diesem Falle völlig im Gebiete des Trigeminus. Hier greift also die Trigeminusmuskulatur in ein Gebiet ein, welches schon seit alter Zeit die Domäne der Facialismuskulatur ist und formt einen Muskel.

der in Form und Funktion einem *M. depressor mandibulae*, also einem C_2md ganz ähnlich ist. Fürbringer nennt dies eine imitatorische Homologie. Wie kann man sich aber das Zustandekommen einer solchen erklären? Doch wohl am besten so, daß man eine Art phylogenetische Determination annimmt, die sich nicht unbedingt mit der ontogenetischen zu decken braucht. Man könnte sich in unserem Falle vorstellen, daß die Trigemini-muskulatur eine starke Ausbreitungsneigung entwickelt hätte und C_2md nicht zur Entwicklung kommen ließ, oder was weitaus wahrscheinlicher ist, wie es bei den Edentaten *Tatusia* zeigt, daß die tiefe Facialismuskulatur eine Ausbreitungseignung erfahren hat und hier in ihrer primitivsten und ursprünglichsten Form, allein auf ihren zuständigen Kiemenbogen beschränkt, verharret (vgl. S. 441). Bildhaft gesprochen gäbe sie sodann gleichsam die Matrize ab, in die sich ein Teil des Trigemini-blastems ergießt. Wie dem auch immer sei, eins scheint sicher, wo imitatorische Homologie herrscht, fehlt das Substrat, welches imitiert wurde. Somit können wir mit größter Wahrscheinlichkeit bei den Monotremen annehmen, daß C_2md nicht zur Ausbildung gelangt ist. Das soll jedoch nicht heißen, daß wir demzufolge auch gezwungen wären, der Auffassung Fürbringers, der sich auch Toldt anschließt, zuzustimmen, die besagt, daß der *M. depressor mandibulae* geschwunden sei, und zwar für immer. Nach den Ausführungen auf Seite 441 ist das Nichtauftreten von C_2md leicht mit dem Absinken des Differenzierungsgrades zu erklären. Eine Lücke im Differenzierungsgrade braucht aber nicht das Ende des differenzierten Gebildes zu sein. Die Tiere als Einzelwesen unterliegen den Erbgesetzen und die Erblchkeitslehre kennt latente Erbfaktoren, die erst unter bestimmten Bedingungen manifest werden. Es ist ohne weiteres vorstellbar, daß ein oder mehrere Erbfaktoren, die eine bestimmte formale Entwicklung bedingen, innerhalb einer Art, Gattung usw., latent bleiben. Wir können diese Faktoren *latente Baufaktoren* nennen. Es fehlt daher ein zwingender Grund, den *Depressor mandibulae* für immer geschwunden zu halten, wenn er bei einer Kategorie nicht gefunden wird, selbst wenn man diese als Vorstufe der anderen betrachten würde.

Trotzdem mir eigenes Untersuchungsmaterial von den Marsupialiern fehlte, die den Wert einer eigenen Unterklasse (*Metatheria*) besitzen, bin ich in der Lage, auf diese dank der erstklassigen Beschreibung von Toldt und Bijvoet einzugehen.

Auszugsweise seien daher folgende Befunde mitgeteilt.

Didelphys cancrivora

Der hintere Biventerbauch entspringt am Proc. paroccipitalis und reicht bis zu einer sehnigen Inscription, von der eine Aponeurose ausgeht, die die Muskulatur vor dem Hyoid bedeckt, ohne dasselbe zu erreichen. Von dieser Aponeurose und der sehnigen Inscription entspringen die vorderen Bäuche, zwischen denen der M. mylohyoideus noch zu sehen ist. Eine Hyoidverbindung ist nicht vorhanden. Die Mm. stylohyoideus und styloglossus fehlen. Ein M. mastoideohyoideus wird nicht erwähnt. Der M. stylopharyngicus entspringt am Proc. paroccipitalis; ein Teil der Fasern setzt am hinteren großen Zungenbeinhorn an.

Sarcophilus (Dasyurus) ursinus

Der hintere Bauch des M. biventer entspringt am Proc. paroccipitalis und geht in einen Sehnenstreif über, welcher sich mit dem vorderen Bauch vereinigt, der auch seinerseits sehr fest mit dem darunterliegenden M. mylohyoideus verbunden ist. Es besteht keinerlei Hyoidverbindung. Es fehlt ein M. stylohyoideus und M. styloglossus. Der M. stylopharyngicus entspringt am Proc. paroccipitalis; ein kleiner Teil der Muskelfasern tritt an das Endstück des hinteren (großen) Zungenbeinhornes heran.

Trichosurus vulpecula

Der hintere Biventerbauch entspringt am Proc. paroccipitalis. Vom vorderen Bauche wird er durch eine Inscriptio tendinea getrennt. Von dieser Inscriptio und von einem von ihr ausgehenden Sehnenbogen, der vor dem Hyoid gelegen ist, entspringt der vordere Bauch. Eine Hyoidverbindung ist nicht vorhanden. Der M. stylohyoideus fehlt.

Macropus giganteus

Der M. digastricus entspringt vom Proc. paroccipitalis und setzt im hinteren Drittel des Unterkiefers an. Eine sehnige Inscriptio trennt die beiden Bäuche. In der Gegend der Inscriptio zweigt aus dem medialen Fleischanteil des hinteren Bauches ein kräftiges Sehnenbündel ab, welches sich, nach vorn und medial gerichtet, zu einer dünnen, straffen Aponeurose ausbreitet. Diese ist innig mit dem hinteren Rand des M. mylohyoideus verwebt, während ihr hinterster und dünnster Abschnitt mit dem Hyoid verbunden ist. Dem früher Gesagten zufolge müssen wir dieses Verhalten als *Junctio hyoidea spuria* bezeichnen.

Ein M. stylohyoideus ist nicht ausgebildet.

Onychogale lunatus

Der hintere Biventerbauch entspringt vom Proc. paroccipitalis und spaltet sich in der Mitte seiner Länge vollständig in zwei annähernd gleich starke Portionen, von welchen nur die laterale Portion in die Inscriptio tendinea eingeht, während die mediale fleischig teils am Hyoid, teils am M. mylohyoideus ansetzt.

Macropus robustus

Der hintere Digastricusbauch entspringt am Proc. paroccipitalis und verbindet sich mit dem seine Richtung fortsetzenden vorderen Bauch durch eine an der Unterseite des Muskels liegende kräftige tendinöse Unterbrechung. Ungefähr ein Zentimeter hinter der sehnigen Inscriptio geht von der medialen Seite des Muskels eine dünne, kräftige Sehne ab, die unter dem M. mylohyoideus verschwindet und sich, von ihm bedeckt, vor dem Hyoid mit der Sehne der anderen Seite zu einem Bogen vereinigt.

Ein selbständiger M. stylohyoideus ist nicht ausgebildet.

Eine Hyoidverbindung besteht nicht.

Phascolomys Wombat

Der hintere Biventerbauch entspringt vom Proc. paroccipitalis und verbindet sich durch eine Inscriptio tendinea mit der lateralen Partie des vorderen Bauches. Die Fasern der medialen Partie entspringen in großer Ausdehnung von einer tendinösen Formation, an welcher auch die Mm. omohyoidei, sternohyoidei, mylohyoidei und hyoglossi ihren Ursprung oder ihre Insertion finden. Das Hyoid selbst ist weit nach kaudal verschoben. Eine Hyoidverbindung ist nicht ausgebildet. Ein M. stylohyoideus wurde nicht beschrieben.

Cuscus maculosus

Der hintere Bauch des M. biventer entspringt sehnig vom Proc. paroccipitalis und verbindet sich durch eine Inscriptio tendinea mit dem vorderen Bauche, nur spaltet er in der Höhe der Zwischensehne ein sehr kurzes Muskelbündel ab, das in eine mediane Membran ventral vom M. mylohyoideus, oral vom Hyoid ausstrahlt. Eine Hyoidverbindung besteht daher nicht. Der M. stylohyoideus fehlt.

Aus diesen Beschreibungen geht also hervor, daß bei den Marsupialiern ein Muskel existiert, der am Proc. paroccipitalis entspringt und sich mit dem vorderen Bauche und mit der medianen Ventralaponeurose vereinigt. Wo eine Abspaltung wie bei *Macropus robustus* und *Onychogale lunatus* besteht, die einem M. stylohyoideus entspricht, fehlt dem Restgebilde die Beziehung zur medianen ventralen Aponeurose und es verbindet sich durch eine Zwischensehne mit dem vorderen Bauche zu einem Digastricus ohne jedwede Beziehung zum Hyoid. In den Fällen, wo dieses Muskelgebilde keine selbständige, sehnige oder muskulöse Abspaltung aufweist, besitzt es zweifellos die Komponente C₂hv. Aus welchen Komponenten der Rest besteht, ist außerordentlich schwer zu sagen. Man könnte auch der Meinung sein, daß es sich bei dem ganzen Muskel nur um einen Abkömmling von C₂hv handelt, wie die jüngere Gruppe der Forscher annahm.

Allerdings zog diese daraus Schlüsse, denen man nicht unbedingt zustimmen muß. Wenn dieser Muskel den Eindruck eines Abkömmlings von C_2hv erweckt, weil die C_2md -Komponente vorübergehend in eine Primitivität höchsten Grades zurückgefallen ist (s. S. 443) und keinerlei Erscheinungen macht, so ist es nicht folgerichtig, später den hinteren Biventerbauch als einen Abkömmling von C_2hv zu bezeichnen, selbst dann nicht, wenn man die Meinung Parsons, Rouvières, Schulmans und Luboschs anerkennt, die den hinteren Biventerbauch und den *M. stylohyoideus* aus einem einheitlichen Muskelkörper entstehen lassen, wie er bei den Monotremen als *M. styloideus* vorkommt. Es tritt vielmehr das vorübergehend erscheinungslos Untergegangene in der alten Form wieder auf und ist als Abkömmling von C_2md zu bezeichnen. Da die Marsupialier auf dem Wege der Bildung des *M. biventer* auf jeden Fall eine Zwischenstation darstellen, erweckt ihr hinterer Biventerbauch noch den Eindruck, als wäre er nur ein Abkömmling von C_2hv . Ganz unverständlich wäre das nicht, denn dieser Muskel hat sich schon bei den Amphibien (Derotremen) einmal mit seinem Ursprung auf den Schädel verschoben. Interessanterweise fehlt dann ein C_2hd , was sich mit den Erfordernissen meiner Hypothese gut in Einklang bringen ließe, da den Marsupialiern ein *M. mastoideohyoideus* fehlt und diese trotzdem keine *Junctio hyoidea vera* besitzen. Andererseits wäre es vorstellbar, daß das vordere Ende des Muskels durch seine Beziehungen zur medianen Ventralaponeurose Verbindungen mit dem vorderen Bauche bekommen hätte. Eine solche Verbindung des *M. stylohyoideus* mit dem *Depressor mandibulae anterior* mache bei *Parameles* und *Cuscus*, wie Lubosch sich ausdrückt, eine „di-gastricusähnliche Komposition“, die von Schulman als *Styloideodepressor* bezeichnet wurde. Es will aber nicht ganz verständlich erscheinen, warum die Autoren für ein Gebilde, das sich äußerlich in nichts von einem *M. biventer* höherer Säuger unterscheidet, die keinen *M. stylohyoideus* haben, einen eigenen Namen prägte, obwohl sie auf Grund ihrer Theorie zu einer vollen Homologie dieser beiden Gebilde kamen. Daraus geht vielleicht hervor, daß eine völlige Gleichsetzung wohl zu gewagt erschien.

Wir haben aber bei der Betrachtung der Muskulatur der Marsupialier auch eine grundsätzlich andere Möglichkeit. Bei *Macropus robustus* oder *Onychogale lunatus*, wo sich die C_2hv Komponente abgespalten hat, besteht keinerlei Verbindung mehr zum

Hyoid oder zu einer C_2 hv eigenen Anheftung an der medianen ventralen Aponeurose. Der hintere Bauch vereinigt sich unter Bildung einer *Incriptio tendinea* zu einem schönen *M. biventer*, der von manchen Formen der höheren Säuger nicht zu unterscheiden ist. Wir könnten ihn also ebenso von C_2 md ableiten. Wieso es in dem Falle nicht zur Ausbildung eines *M. mastoideohyoideus* kam, wäre auch hier nicht ganz unverständlich. C_2 hd liefert bei den höheren Säugern den *M. stapedius* und den *M. mastoideohyoideus*. Bei den Monotremen (*Protheria*) fehlt der *M. stapedius* bei den Marsupialiern (*Metatheria*) fehlt der *M. mastoideohyoideus*, und erst bei den Placentalien (*Eutheria*) sind beide vorhanden. Wenn also bei den primitiven Säugern sogar der sonst außerordentlich konstante *M. stapedius* fehlen kann, was wohl nur durch den Mangel an Aufspaltungsneigung zu erklären ist, so ist es nicht mehr unverständlich, daß einmal der ganze C_2 hd den Platz des *M. stapedius* einnahm. Durch den Mangel der Aufspaltungsneigung hinkt also die Muskulatur den vorausseilenden Gestaltungsvorgängen des Skelettes, wie sekundäre Kiefergelenksbildung, nach und es kommt zu einem gewissen Pendeln zwischen den Extremitätenbildungen. Oder wenn Fürbringer recht behalten sollte, und sich tatsächlich Muskelreste vom *M. stapedius* an Embryonen fänden, wieso könnte nicht gleiches auch vom *M. mastoideohyoideus* erwartet werden. Für den ersten Fall spräche außerdem noch, daß die Styloidmuskeln, soweit sie überhaupt vorhanden sind, direkt am Schädel entspringen, was darauf zurückgeführt werden könnte, daß der Hyoidbogen eine an und für sich geringe muskelbindende Kraft besessen haben muß. Wir sehen, hier stehen sich zwei Meinungen gegenüber, die beide nicht ohne weiteres von der Hand zu weisende Argumente liefern, und dadurch wird meiner Meinung nach offensichtlich, daß wir von dieser Seite her nicht in der Lage sind, das Problem zu lösen. Hier tritt ein latenter Baufaktor allmählich wieder in Erscheinung und wir können diesen Punkt, von dem ab wir berechtigt sind, von einer Beteiligung von C_2 md zu sprechen, nicht bestimmen. Dadurch wird die mehr induktive Methode zu einem gefährlichen Instrument, denn *parvus error in principio, magnus in fine*. Eine Methode dagegen, die von den komplizierteren Verhältnissen der höher entwickelten Säuger ausgeht, erscheint mir ungefährlicher und zeitigt, wie wir gesehen haben, andere Ergebnisse.

Zum Schluß will ich noch auf die Edentaten eingehen und auf Grund der Beschreibungen Toldts und Bijvoets auszugsweise über die tiefe Facialismuskulatur dieser Tiere berichten.

Dasypus villosus

Der *M. digastricus* entspringt am Schläfenbein, hinter der *Bulla tympanica* schräg lateral des Gelenkhöckers des Hinterhauptbeines und geht in eine kräftige platte Sehne über, welche sich mit dem hinteren Rande und der Aponeurose des *M. mylohyoideus* verbindet. Die hintersten Sehnenfasern gehen eine direkte Verbindung mit der lateralen Ecke des Zungenbeines ein. „Unmittelbar an der medialen Seite der oben beschriebenen Ursprungsstelle des Muskels befindet sich die fibröse Verbindung des langen und sehr kräftigen Stylohyale mit dem Schläfenbein, und es zeigt sich, daß unser Muskel auch von dem kranialen Endstück des Stylohyale und von dem fibrösen Gewebe, welches dieses mit dem Schläfenbein verknüpft, eine ganz beträchtliche Menge von Fleischbündeln bezieht“ (Toldt).

Ein *M. stylohyoideus* ist nicht ausgebildet.

Ein vorderer Bauch des *M. digastricus* als solcher fehlt vollständig.

Bradypus tridactylus

Der *M. digastricus* entspringt am *Proc. paroccipitalis* und verbindet sich in der Gegend des Zungenbeins mittels einer durchgreifenden *Inscriptio tendinea* mit dem vorderen Bauche. Von dieser *Inscriptio* geht ein Sehnenstreif aus, der sich mit der anderen Seite trifft und so einem vor dem Hyoid gelegenen Sehnenbogen formt, von dem der mediale Anteil des vorderen Bauches entspringt. Der Sehnenbogen bildet den vorderen Rand einer derben Bindegewebsplatte, die die *Inscriptio tendinea* sowie den Sehnenbogen mit dem Mittelstück des Zungenbeins verbindet.

Ein *M. stylohyoideus* ist nicht vorhanden.

Die mediane Raphe des *M. mylohyoideus* ist sehr deutlich ausgeprägt und verbreitert sich nach hinten hin, so daß sie allein die Verbindung mit dem Hyoid herstellt.

Tatusia novemcincta

Während Toldt bei diesem Tier einen hinteren Bauch erwähnt, der hinsichtlich seines Ursprunges sich genau so wie *Dasypus villosus* verhält und nur durch den Ansatz etwas unterscheidet, indem er keine Verbindung mit dem Hyoid aufweist, betont Bijvoet, daß er keinen *Digastricus* nachweisen konnte. Auch aus der beigegebenen Zeichnung geht hervor, daß eine Muskelbildung, die dem von Toldt beschriebenen hinteren Bauche gleichkäme, nicht vorhanden gewesen sein muß. Es hat überhaupt den Anschein, als ob Varietäten bei diesen Tieren mit mangelhafter Ausbildung der Muskulatur, wie die Verschiedenheit der Untersuchungsergebnisse vermuten läßt, äußerst häufig wären (bei *Chlamydophorus* fand Macalister einen zweibäuchigen *Digastricus* mit

deutlicher Zwischensehne und Hyrtl sagt: „Musc. digastr. omnino nullus adest“). An Stelle des vorderen Bauches ist ein M. sternomandibularis ausgebildet. Auch *Tolypeutes tricinctus* zeigt keine besonderen Abweichungen von *Dasypus* bis auf die Verbindung der ansetzenden Sehne des hinteren Bauches mit einer Sehneneinschreibung des M. sternomandibularis, welche selbst mit dem Hyoid zusammenhängt.

Tamandua tetradactyla

Der hintere Bauch des Biventer fehlt ebenso wie der M. detrahens mandibulae. Ein nach Toldt M. stylohyoideus genannter Muskel entspringt am hinteren Rand des Os tympanicum und setzt am kranialen Ende des vorderen Zungenbeinhornes an.

Myrmecophaga zeigt im allgemeinen dieselben Verhältnisse.

Bradypus tridactylus ähnelt in der grundsätzlichen Beschaffenheit der tiefen Facialismuskulatur so sehr den Marsupialiern, daß die Überlegungen von dort ebenso hier zutreffen. Auch *Dasypus* unterscheidet sich nur dadurch vom ersteren, daß der vordere Biventerbauch fehlt und der hintere daher keine Verbindung mit diesem eingehen kann. Aus diesem Grunde vermag ich mich nicht restlos der Toldtschen Auffassung anzuschließen, die besagt: „Es liegt also die sehr bemerkenswerte Tatsache vor, daß der Muskel sowohl an seinem Ursprung als auch an seinem Ansatz Eigenschaften besitzt, welche typisch einerseits dem hinteren Bauch des M. digastricus, andererseits dem M. stylohyoideus zukommen; er vereinigt mithin in sich die Elemente der beiden genannten Muskeln und wird auch nur von einem Zweige des N. facialis innerviert.“

Meiner Meinung nach besitzt er nur die Eigenschaften, die ein M. stylohyoideus oder besser noch styloideus, nicht aber ein hinterer Biventerbauch besitzt, denn dazu gehört, daß er, sobald er die Mandibula verlassen hat, sich mit einem vorderen Bauche verbindet, wie sein Name schon besagt. Hier tritt die C₂md Komponente noch weniger in Erscheinung als bei den Marsupialiern, so daß wir diesen Fall in die Nähe der Monotremen zu stellen haben. Zu den Folgerungen, die wir daraus zu ziehen berechtigt sind, habe ich schon oben ausreichend Stellung genommen. An denselben Platz ist auch *Tamandua tetradactyla* zu stellen. Die wohl häufig auftretenden Variationen bei den Edentaten weisen außerdem darauf hin, daß diese Muskulatur in einer Krise steckt und nur mit größter Vorsicht für die Erklärung der differenzierteren Gebilde herangezogen werden kann, wie besonders

Tatusia zeigt, wo die tiefe Facialismuskulatur zur Ausbreitungseinengung neigt.

Bei den Monotremen, Marsupialiern und einigen Edentaten zerfällt also der hintere Konstriktorabschnitt C_2d nicht in die Teile C_{2md} und C_{2hd} ; er unterläßt die Ausbreitung in das ihm auf Grund der serialen Homologie fremde Gebiet des Mandibularbogens und zeigt ein Verhalten, wie es sonst C_{2hd} allein zukommt. Darüber hinaus kann dieser C_{2hd} ganz zum Aufbau des *M. stapedius* verwendet werden und wir erhalten ein Bild des „hinteren Biventerbauches“, das einem C_{2hv} entspricht, wie bei den Marsupialiern und einigen Edentaten. Unter den höherentwickelten Säugern erleben wir dieses Bild noch einmal bei *Lepus timidus*, wo ein *M. mastoideohyoideus* fehlt, der hintere Bauch nur mehr als Sehne vorhanden ist und C_{2hv} im *M. stylohyoideus* wiedergefunden wird.

Wir haben also gesehen, daß die primitiven Säuger den durch Vergleichung höherer Säuger gewonnenen Postulaten nicht widersprechen, sondern oft geradezu das Bild abrunden. Der hintere Biventerbauch beinhaltet immer dann, wenn man berechtigt ist, von einem solchen zu sprechen, die Komponente C_{2md} . Dort, wo ein *M. mastoideohyoideus* nicht ausgebildet ist und trotzdem keine *Junctio hyoidea vera* besteht, wie bei den *Metatheria*, muß man annehmen, daß C_{2hd} überhaupt fehlt. Als *M. styloideus* sind wir berechtigt, allein jene Bildungen zu bezeichnen, die eine C_{2md} -Komponente nicht besitzen und als Abkömmling von C_{2hv} zu werten sind. Dies können wir mit Sicherheit nur dort annehmen, wo durch das Übergreifen der Trigemini-muskulatur zum Ausdruck gebracht wird, daß das sonst platzhaltende C_{2md} ausgefallen ist. Damit hätte sich die Vermutung Leches, daß sich unter dem gemeinsamen Namen eines *Depressor* oder *Digastricus* innerhalb der Wirbeltierreihe nicht homologe Gebilde verbergen könnten, bewahrheitet. Es hat den Anschein, als ob durch diese Betrachtungsweise alle Schwierigkeiten beseitigt würden, da es keinen Sachverhalt, so weit Untersuchungsmaterial und brauchbare Beschreibungen zur Verfügung standen, mehr gibt, der unerklärbar wäre.

Zusammenfassung

Auf Grund vergleichender Betrachtungsweise und der Untersuchung der Hyoidverbindung des *M. biventer* der Säugetiere ergab sich eine neue Homologie des hinteren Biventerbauches,

die sich an die zum großen Teil verlassenen Anschauungen Ruges anlehnt. Es werden zwei grundsätzlich verschiedene Arten der Hyoidverbindung unterschieden. Die *Junctio hyoidea vera* ist ausschließlich ein Produkt der dorsalen Konstriktorabschnitte der Facialismuskulatur der Fische und die *Junctio hyoidea spuria* ist ausschließlich ein Produkt der ventralen Muskulatur.

Literatur

- Bijvoet, W. F.: Z. Morph. u. Anthropol. **11** (1908) 249. — Edgeworth, F. H.: Quart. J. microsc. Sci. **51** (1907) 511; **56** (1911) 167; **59** (1914) 573. — Ellenberger-Baum: Handb. d. vergl. Anatomie d. Haustiere, Berlin 1926. — Fiedler, W.: Acta Anat. **18** (1953) 101. — Franck, L.: Handb. d. Anatomie d. Haustiere, 3. Aufl., 1892. — Futamura, R.: Anat. Hefte **30** (1906) 432; **32** (1907) 479. — Fürbringer, M.: Zur Frage der Abstammung der Säugetiere, Festschr. z. 70. Geburtstag von E. Haeckel, Jena 1904. — Ders.: Heidelb. Abh., math.-naturw. Kl. **11—14** (1922). — Gaup, E.: Erg. Anat. **14** (1904) 807; Verh. anat. Ges. **19** (1905) 125; **21** (1907) 129; **22** (1908) 181; Morph. Arb. **3**, 399. — Gegenbaur, C.: Grundzüge der vgl. Anatomie, 2. Aufl., 1870. — Henle, J.: Handb. d. Muskellehre d. Menschen, Braunschweig 1885. — Holl, M.: S.-B. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Abh. III, Bd. CXXI, 1912. — Holmgren, N. und Stensiö, E.: Krania und Visceralskelett der Acranier, Cyclostomen und Fische. In: Bolk-Göppert-Kallius-Luboschs Handb. d. vgl. Anat. d. Wirbeltiere, Bd. IV, S. 233, 1936. — Huber, E.: Morph. Jb. **52/53** (1923/24) 353; Anat. Anz. **60** (1925/26) 11. — Humphry: J. Anat. **6**, 293. — Krause, W.: Die Anatomie des Kaninchens, 2. Aufl., 1884. — Leche, W., und Giebel, C.: Mammalia, Bronn, Kl., Ord., 6/5, 1874—1900. — Lubosch, W.: Verh. Anat. Ges., 32. Vers., Erg.-Heft; Anat. Anz. **57** (1923) 10—29; Grundr. d. wissensch. Anatomie, Leipzig 1925; „Muskeln des Kopfes“ in Bolk-Göppert-Kallius-Luboschs Handb. d. vgl. Anat. d. Wirbeltiere, 5 (1938) 1011. — Luther, A.: Die Visceralskelett d. Acranier, Cyclostomen und Fische. In: Bolk-Göppert-Kallius-Luboschs Handb. d. vgl. Anat. d. Wirbeltiere, 5 (1938) 468. — Martin, P.: Anat. d. Haustiere. — Rouvière, H.: J. de L. Anat. **42** (1906) 487. — Roux, W.: Arch. Entw. mech. **5** (1897) 1, 219. — Ruge, G.: Festschr. z. 70. Geburtstag von C. Gegenbaur, Bd. III, S. 193, Leipzig 1897; Morph. Jb.; **43** (1911) **44** (1912) 129 334. — Sperino, G.: Anatomia del Cimpanze, 1897—1898. — Stadtmüller, F.: Krania und Visceralskelett der Säugetiere. In: Bolk-Göppert-Kallius-Luboschs Handb. d. vgl. Anat. d. Wirbeltiere, 4 (1936) 839. — Struska, J.: Lehrb. d. Anatomie d. Haustiere. — Toldt, C.: S.-B. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Abt. III, **114** (1905) 315; **116** (1907) 373, 443; **117** (1908) 229. — Versluys, J.: Krania und Visceralskelett der Sauropsiden. In: Bolk-Göppert-Kallius-Luboschs Handb. d. vgl. Anat. d. Wirbeltiere, 4 (1936) 699. — Voit, M.: Anat. Anz., Erg. z. Hb. **57/58** (1923/24) 68.

Die Seitenzugkomponenten des Musculus quadriceps und ihre Bedeutung für die Patella bei gestrecktem und bei gebeugtem Kniegelenk

Von

Anton Kiesselbach

Mit 9 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 5. Juni 1954)

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung und Problemstellung	452
B. Die Seitenzugkomponenten des M. quadriceps und ihre Bedeutung für die Patella	454
I. Die Lageveränderungen der Patella beim Lebenden . .	454
II. Die Seitenzugkomponenten des M. quadriceps bei gestrecktem Kniegelenk	458
III. Die Seitenzugkomponenten des M. quadriceps bei gebeugtem Kniegelenk	463
C. Ergebnisse der Untersuchung	468
D. Schrifttum	470

A. Einleitung und Problemstellung

Die Patella ist bekanntlich nach Art eines Sesambeines in die Ansatzsehne des M. quadriceps eingeschaltet. Sie wird von diesem nicht nur in der Längsrichtung und senkrecht dazu in der Sagittalen (Auflagedruck) beansprucht, sondern infolge der sehr starken Fiederung vor allem des M. vastus medialis und auch des M. vastus lateralis werden erhebliche Kraftkomponenten

nach medial und nach lateral wirksam. Die Größe dieser Seitenzugkomponenten ist u. a. abhängig von der Lagebeziehung der betreffenden Muskelfasern zu der Sehnenzugrichtung des M. quadriceps, die durch eine in der Verlängerung der Mittellinie des Ligamentum patellae gezogene Gerade dargestellt wird (Abb. 5). Lateral von der Sehnenzugrichtung gelegene Fasern versuchen die Patella nach der Außenseite, medial gelegene Fasern nach der Innenseite des Oberschenkels zu ziehen. In einem Kapitel einer früheren Untersuchung über den funktionellen Einbau des M. quadriceps in das Gefüge des Oberschenkels (Kieselbach, 1954) war gezeigt worden, daß in der sogenannten *Normalstellung* des Beines die nach lateral ziehenden Kräfte des M. quadriceps wesentlich größer sind als die, die nach medial ihre Wirksamkeit entfalten. Für die Sicherung der Patella gegen Luxationen nach lateral in der Streckstellung wurden die Überhöhung der lateralen Condylenwange, die Retinacula patellae und die relativ weit nach distal herabreichenden muskulären Anteile des M. vastus medialis in ihrer Bedeutung herausgestellt. Darüber hinaus ließ sich in der vasto-adductorialen Muskelschlinge (=System der Membrana vasto-adductoria; v. Lanz-Wachsmuth, 1938; v. Lanz, 1949) ein medialer Sicherungsapparat der Patella nachweisen, der sich einer steigenden Beanspruchung mit zunehmender Wirksamkeit anzupassen vermag.

In Fortsetzung der angeführten Untersuchungsergebnisse werden im folgenden zunächst die im Zusammenhang mit Streck- und Beugebewegungen des Kniegelenkes auftretenden *Lageveränderungen der Patella beim Lebenden* dargestellt. Anschließend erfolgt eine Untersuchung der Seitenzugkomponenten des M. quadriceps bei *gestrecktem Kniegelenk* im Hinblick auf die Unterschiede, die durch die verschiedene Stellung der Patella bei erschlafftem und bei angespanntem M. quadriceps gegeben sind. Ein dritter Abschnitt beschäftigt sich mit folgendem Problem: Bei gestrecktem Kniegelenk besteht eine Tendenz zur Luxation der Patella nach lateral. Wenn das Kniegelenk aus dem Stand oder beim Gehen, Laufen und Springen in Beugestellungen übergeht, erhöht sich infolge der Vergrößerung des Hebelarmes der Körperschwere die Beanspruchung von Quadriceps und Patella. Welche *Sicherungsmechanismen für die Patella* treten nun bei *zunehmender Beugung* auf?

B. Die Seitenzugkomponenten des *M. quadriceps* und ihre Bedeutung für die Patella

I. Die Lageveränderungen der Patella beim Lebenden

Bei gestrecktem Kniegelenk sind zwei Stellungen der Patella zu unterscheiden: die eine nimmt sie bei entspanntem, die andere bei kontrahiertem *M. quadriceps* ein. Die erstere soll im folgenden kurz als Ruhestellung, die letztere als Arbeitsstellung bezeichnet werden. In der Ruhestellung (Abb. 1) reicht die Patella mit ihrem unteren Rande etwa bis in die Höhe des Gelenkspaltes; ihre Mitte befindet sich nicht in der senkrechten Verlängerungslinie der Mitte der Tuberositas tibiae nach oben, sondern ist nach der medialen Seite zu verlagert. Das nicht angespannte Ligamentum patellae verläuft daher schräg von oben-innen nach unten-außen. Beim Stehenden liegt die Patella ein wenig weiter distal als beim Liegenden. Infolge des entspannten *M. quadriceps* besitzt sie in dieser Stellung eine relativ große passive Exkursionsfähigkeit nach oben, unten, lateral und medial, wodurch ein großer Teil der Kniescheibengleitbahn der Betastung zugänglich wird. Bei der Kontraktion des *M. quadriceps* verschiebt sich die Patella nach proximal und lateral in die Arbeitsstellung (Abb. 2). Ihr Mittelpunkt liegt auch jetzt noch medial von einer Vertikalen durch die Mitte der Tuberositas tibiae, d. h. das Ligamentum patellae hat einen schrägen Verlauf von oben-innen nach unten-außen. Es verläuft jedoch nicht mehr so stark gegen die Senkrechte geneigt wie bei der Ruhestellung von Quadriceps und Patella.

Bei beginnender Beugung des Kniegelenks findet zunächst durch eine leichte Innenrotation des Unterschenkels — die bei äußerster Streckung eintretende Schlußrotation wird rückgängig gemacht — eine geringfügige Verlagerung der Tuberositas tibiae nach medial statt. (Für die Verlaufsrichtung des Ligamentum patellae ist es gleichgültig, ob bei dieser Bewegung der Unterschenkel nach innen oder der Oberschenkel nach außen rotiert wird.) Mit zunehmender Beugung verlagert sich die Patella — ihrer Gleitbahn folgend — in steigendem Maße nach lateral. Gleichzeitig sinkt sie immer mehr in den Raum zwischen den Condylenrollen ein. Bei etwa rechtwinklig gebeugtem Kniegelenk liegen Mitte der Patella und Mitte der Tuberositas tibiae meist in einer Senkrechten, d. h. das Ligamentum patellae verläuft jetzt

nicht mehr schräg von oben-innen nach unten-außen, sondern gerade von oben nach unten.

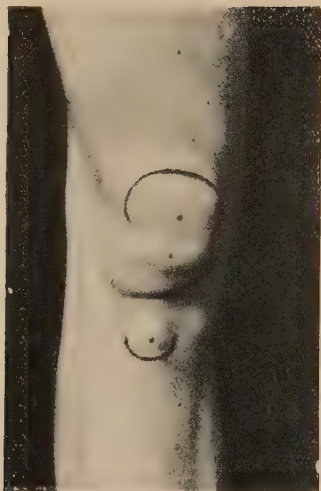
Bei den hier besprochenen Stellungen steht der Fuß in sagittaler Richtung. Veränderungen in der Verlaufsrichtung des Ligamentum patellae, die durch Rotationsbewegungen im Kniegelenk entstehen, sind nicht berücksichtigt.

Wird das Kniegelenk spitzwinklig gebeugt, dann gelangt die Patella noch tiefer zwischen die Oberschenkelrollen hinein, an die sie durch den angespannten M. quadriceps fest angedrückt wird. Gleichzeitig tritt eine weitere Verlagerung der Patella nach der Seite zu ein. Bei maximaler aktiver Beugung des unbelasteten Kniegelenkes liegt die Mitte der Patella etwas lateral von der in der Mitte der Tuberositas tibiae errichteten Senkrechten (Abb. 3). Das Ligamentum patellae verläuft also jetzt ein wenig schräg von oben-außen nach unten-innen.

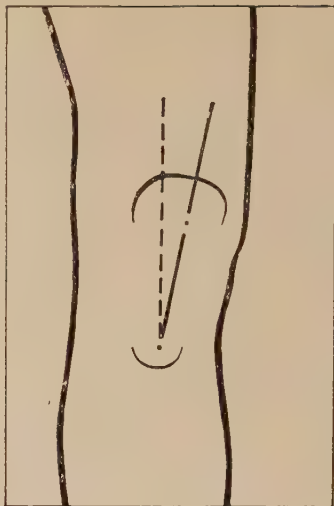
Eine weitere Beugung des aktiv maximal gebeugten Kniegelenkes ist passiv möglich (z. B. durch das Körpergewicht). Hierbei kommt es — vielleicht im Zusammenhang mit einer Innenrotation des Unterschenkels — zu einer vermehrten Abweichung der Verbindungslinie zwischen Mitte der Patella und Mitte der Tuberositas tibiae von der Senkrechten (Abb. 4), d. h. das Ligamentum patellae verläuft noch etwas schräger von oben-außen nach unten-innen, als es bei maximaler aktiver Beugung der Fall war.

Wenn wir das Verhalten der Verbindungslinie zwischen der Mitte der Patella und der Mitte der Tuberositas tibiae, d. h. den Verlauf der Sehnenzugrichtung des Ligamentum patellae, in den erwähnten Stellungen des Kniegelenkes miteinander vergleichen, dann ergibt sich folgendes: Die bei gestrecktem Kniegelenk von oben-innen nach unten-außen verlaufende Sehnenzugrichtung verlagert sich mit zunehmender Beugung derart, daß sie bei maximaler Beugung von oben-außen nach unten-innen verläuft (d. h. die auf den Oberschenkel projizierte Sehnenzugrichtung nähert sich mit fortschreitender Beugung des Kniegelenkes der Femurschaftsachse). Fragen wir uns nun, welche Konsequenzen für die Wirkung der Seitenzugkomponenten des M. quadriceps auf die Patella sich aus diesen Veränderungen der Sehnenzugrichtung ergeben.

Zu den Untersuchungen am Lebenden sei noch bemerkt, daß die Größe, die Lage und die Ortsveränderungen der Patella bei



1a

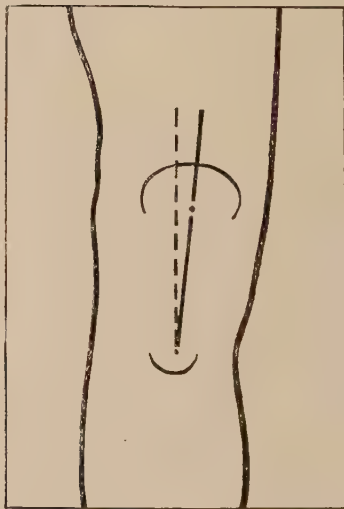


1b

Abb. 1. Rechtes Knie in Streckstellung mit erschlafftem M. quadriceps beim Lebenden.
 a) Oberer Rand der Patella und unterer Rand der Tuberositas tibiae sind durch Fettstift markiert. Der obere Punkt entspricht der Kniescheibenmitte, der untere der Mitte der Tuberositas tibiae. Der distale Rand der Patella ist durch einen helleren Punkt gekennzeichnet. — Bein eines 47jährigen Mannes mit mittelstark entwickelter Muskulatur; Aufnahme im Stehen bei sagittal gestelltem Fuß.
 b) Umrißzeichnung von a. In der Mitte der Tuberositas tibiae ist eine Senkrechte errichtet (gestrichelt). Die Verbindungslinie der Mitte der Patella mit der Mitte der Tuberositas tibiae (ausgezogene Linie) — sie gibt die Verlaufsrichtung des hier entspannten Ligamentum patellae an — bildet mit der Senkrechten einen medial gelegenen spitzen Winkel



2a

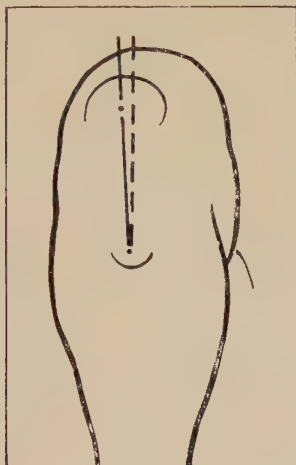


2b

Abb. 2. Das gleiche Knie in derselben Stellung mit angespanntem M. quadriceps. Markierungen wie in Abb. 1.
 a) Im Vergleich zur Abb. 1a ist die Patella nach oben und zur Seite gerückt.
 b) Umrißzeichnung von a. Die Verlaufsrichtung des gespannten Ligamentum patellae (= Sehnenzugrichtung; ausgezogene Linie) bildet mit der Senkrechten einen auf der medialen Seite gelegenen spitzen Winkel, der kleiner ist als der entsprechende Winkel in Abb. 1b



3a



3b

Abb. 3. Das gleiche Knie bei maximaler aktiver Beugung. Markierungen wie in Abb. 1.

a) Die Patella ist nach lateral und — bezogen auf den Oberschenkel — nach distal verschoben.

(Das Bein ist im Vergleich zu Abb. 4 im Hüftgelenk ein wenig nach außen rotiert.)

b) Umrißzeichnung von a. Die Verbindungslinie zwischen Mitte der Patella und Mitte der Tuberositas tibiae (Sehnenzugrichtung; ausgezogene Linie) bildet mit der Senkrechten einen auf der lateralen Seite gelegenen spitzen Winkel



4a



4b

Abb. 4. Das gleiche Knie bei maximaler passiver Beugung. Markierungen wie in Abb. 1.

a) Im Vergleich zu Abb. 1 und 2 besonders deutliche Verlagerung der Patella nach lateral.

b) Umrißzeichnung von a. Die Sehnenzugrichtung (ausgezogene Linie) bildet mit der Senkrechten einen auf der lateralen Seite gelegenen spitzen Winkel, der größer ist als der entsprechende Winkel in Abb. 3

verschiedenen Personen einer gewissen Schwankungsbreite unterliegen. Zudem ist es natürlich nicht möglich, beim Lebenden die Mittelpunkte der Patella und der Tuberositas tibiae mit mathematischer Genauigkeit zu bestimmen. Das Prinzip der angegebenen Verlagerungen der Sehnenzugrichtung ist bei normalen Kniegelenken von Erwachsenen jedoch eindeutig.

II. Die Seitenzugkomponenten des M. quadriceps bei gestrecktem Kniegelenk

Am anatomischen Präparat pflegen M. quadriceps und Patella bei horizontal liegendem, gestreckten Kniegelenk in Ruhestellung fixiert zu sein. Das Ligamentum patellae verläuft schräg von



Abb. 5¹⁾. Rechter M. quadriceps bei einem in Normalstellung fixierten Bein. Das Ligamentum patellae verläuft schräg von oben-innen nach unten-außen. Die eingezeichnete Sehnenzugrichtung teilt den Muskel in zwei ungleiche Portionen. Seine Hauptmasse hat eine die Patella nach lateral ziehende Komponente

oben-innen nach unten-außen. Durch eine in der Sehnenzugrichtung liegende Linie wird der M. quadriceps in einen kleinen mittleren und einen mächtigen seitlichen Abschnitt unterteilt (Abb. 5). Der mittlere Abschnitt besteht lediglich aus einem medialen Anteil des M. vastus medialis, der seitliche Abschnitt wird von einem Teil des M. vastus medialis, sowie vom gesamten M. rectus, M. vastus intermedius und M. vastus lateralis dargestellt.

¹⁾ Die Zeichnungen verdanke ich meiner Frau.

Eine genaue Berechnung der Seitenzugkomponenten eines mittelstarken M. quadriceps unter Berücksichtigung von Faserlänge, Fiederungswinkel, Gewicht und Querschnitt ergab (Kieselbach, 1954), daß in der oben angegebenen Stellung die innerhalb des M. quadriceps nach lateral ziehende Kraftkomponente insgesamt 3,3mal größer ist als die nach medial ziehende Komponente. (Bezüglich eines Seitenzugeffektes auf die Patella ist natürlich der Ort, an dem die einzelnen Kräfte wirksam werden, von Bedeutung; s. u.) Das am Präparat errechnete Kraftverhältnis tritt in der angegebenen Größe praktisch nicht in Erscheinung, sondern verschiebt sich zugunsten der nach medial wirkenden Kraftkomponente. Dies beruht darauf, daß bei der Anspannung des M. quadriceps die Patella nicht nur nach proximal, sondern auch nach lateral gezogen wird. Dadurch verliert die Sehnenzugrichtung etwas von ihrer Neigung, d. h. ihr Winkel mit der Senkrechten wird kleiner (Abb. 1, 2).

Eine Verschiebung der Patella nach lateral hat infolge der Verlagerung der Sehnenzugrichtung für das Verhältnis der nach medial und nach lateral wirksamen Kraftkomponenten weitgehende Konsequenzen. Das Prinzip dieser Kräfteverschiebung soll an einem Schema (Abb. 6) erläutert werden.

Es wird angenommen, daß die Patella eine reine Lateralverschiebung von P_1 nach P_2 durchführe. Die in Wirklichkeit gleichzeitig stattfindende Verlagerung der Patella nach proximal, wie sie bei der oben erwähnten Anspannung des M. quadriceps aus der Rubestellung bei gestrecktem Kniegelenk stattfindet, oder nach distal, wie sie uns bei den Beugebewegungen entgegentritt (vgl. hierzu Abb. 7 und 9), sind hier nicht berücksichtigt, um das Prinzip der Veränderungen von Fiederungswinkeln und Faserlängen deutlicher hervortreten zu lassen.

Zunächst sei darauf hingewiesen, daß sich als Folge der erwähnten Verlagerung der Sehnenzugrichtung die Anzahl der die Patella nach medial ziehenden Fasern vermehrt, während sich die Zahl der nach lateral wirksamen Fasern verringert. Nehmen wir an, von einem Ursprungspunkt C (Abb. 6) verlaufe eine Muskelfaser zur Patella. Bei dem Verlauf der Sehnenzugrichtung von T nach S_1 hat diese Muskelfaser eine die Patella P_1 nach lateral ziehende Komponente. Diese wird um so kleiner, je mehr sich die Sehnenzugrichtung nach lateral verlagert. Sie erreicht den Nullwert, wenn die Sehnenzugrichtung mit der Ver-

bindungslinie von C nach T zusammenfällt. Die Muskelfaser hat dann eine reine Streckwirkung. Bei einer weiteren Verlagerung der Sehnenzugrichtung nach lateral bekommt die Muskelfaser eine die Patella nach medial ziehende Kraftkomponente. Diese wird in dem angegebenen Beispiel genau so groß wie die ursprünglich nach lateral gerichtete Kraftkomponente, wenn die Sehnenzug-

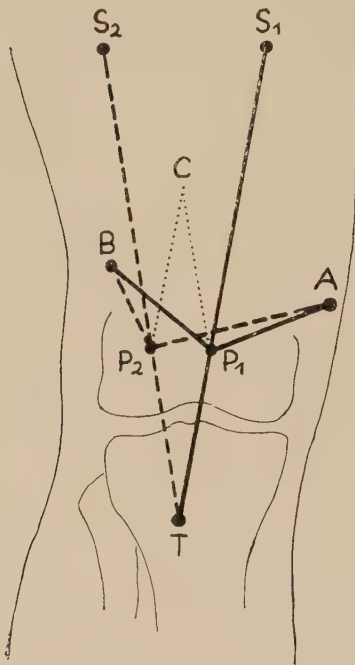


Abb. 6. Schema (rechtes Knie von vorn) zur Demonstration des Prinzips der Veränderungen von Fiederungswinkeln und Faserlängen bei einer angenommenen reinen Lateralverschiebung der Patella (von P_1 nach P_2). Diese führt zu einer Vergrößerung der die Patella nach medial und zu einer Verkleinerung der die Patella nach lateral ziehenden Kraftkomponente. Näheres s. Text.
 T = Tuberositas tibiae; TS_1 = nach medial geneigte Sehnenzugrichtung (ausgezogene Linie); TS_2 = nach lateral geneigte Sehnenzugrichtung (gestrichelt); P = Patella; A , B und C = Ursprungsstellen von Muskelfasern

richtung die Linie TS_2 erreicht hat (Verlagerung der Muskelfaser von CP_1 nach CP_2).

Weitere Verschiebungen in dem Verhältnis der Seitenzugkomponenten treten durch Veränderungen in der Größe der Fiederungswinkel und der Länge der ihre Seitenlage beibehaltenden Muskelfasern ein. Wir nehmen an (Abb. 6), eine auf der medialen Seite in A entspringende und an der Patella in P_1 ansetzende Muskelfaser bilde mit der Sehnenzugrichtung TS_1 den Winkel $AP_1S_1 = 60^\circ$. Eine in B entspringende gleichlange Muskelfaser soll von lateral her kommend ebenfalls in P_1 ansetzen und den gleichgroßen Fiederungswinkel $BP_1S_1 = 60^\circ$ mit der Sehnenzugrichtung TS_1 bilden. Durch die Lateralverschiebung der Patella von P_1 nach P_2 vergrößert sich in dem vorliegenden

Beispiel der Fiederungswinkel der von A kommenden Muskelfaser von 60° (Winkel AP_1S_1) auf 87° (Winkel AP_2S_2). Gleichzeitig verkleinert sich der Fiederungswinkel der von B kommenden Faser von 60° (Winkel BP_1S_1) auf 15° (Winkel BP_2S_2). Ferner wird die von A kommende Muskelfaser länger (gestrichelte Linie AP_2), die von B kommende Faser kürzer (gestrichelte Linie BP_2). — Die durch die Seitenverschiebung der Patella hervorgerufenen Veränderungen in der Größe der Fiederungswinkel und der Länge der Muskelfasern führen also ebenfalls zu einer Vergrößerung der die Patella nach medial und zu einer Verkleinerung der die Patella nach lateral ziehenden Kraftkomponenten.

Nach dieser theoretischen Ableitung der durch eine reine Lateralverschiebung der Patella bedingten Veränderungen im Kräfteverhältnis der Seitenzugkomponenten soll an einem weiteren Schema die durch die Anspannung des schlaffen M. quadriceps bei gestrecktem Kniegelenk bewirkte Verlagerung der Patella nach proximal und nach lateral in ihrer Bedeutung für die Größenverhältnisse der Seitenzugkomponenten analysiert werden. Es wird angenommen, die Patella habe sich bei der Kontraktion des M. quadriceps um 1 cm nach proximal und um 0,5 cm nach lateral verschoben. (Abb. 7. Die Länge des schlaffen Ligamentum patellae soll 8 cm, die des angespannten 9 cm betragen. Die Zeichnung wurde auf die Hälfte verkleinert.) Die von dem medial gelegenen Punkt A entspringende, 7,4 cm lange Muskelfaser a setze mit einem Fiederungswinkel $\alpha = 70^\circ$ (bezogen auf die Sehnenzugrichtung s_1) an der Patella an. Die von dem lateral gelegenen Punkte B entspringende gleichlange¹⁾ Muskelfaser b erreiche die Patella unter dem gleichen Fiederungswinkel $\beta = 70^\circ$ (bezogen auf s_1). Durch die angegebene Verlagerung der Patella ergibt sich in dem vorliegenden Beispiel eine Vergrößerung des medial gelegenen Fiederungswinkels von 70° auf 83° (α'), während der lateral gelegene Fiederungswinkel seine Größe von 70° beibehält ($\beta = \beta'$). Weiterhin kommt es zu einer Verlängerung der Muskelfaser a zu a' und zu einer Verkürzung der Faser b zu b' . Ferner wird — wie oben abgeleitet — die Zahl der Fasern mit einer Kraftkomponente nach medial vergrößert, die Zahl derer mit einer Komponente nach lateral hingegen verkleinert.

¹⁾ Die lateral gelegenen Muskelfasern sind in Wirklichkeit kürzer als die medialen; vgl. hierzu S. 466, 467.

Durch den Übergang von *M. quadriceps* und Patella aus der Ruhestellung in die Arbeitsstellung treten also im Gefüge des *M. quadriceps* Veränderungen auf, durch die das starke Übergewicht der lateralwärts ziehenden Kräfte bis zu einem gewissen Grade vermindert wird. Weiterhin sind die auf S. 453 bereits kurz

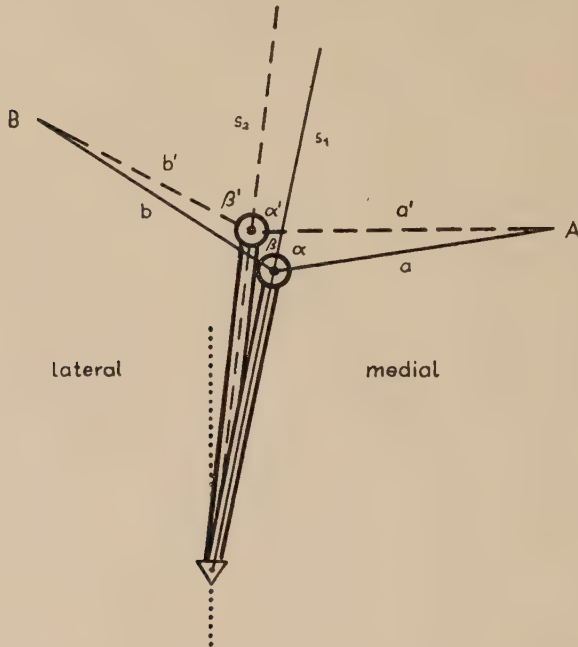


Abb. 7. Schematische Darstellung der Verschiebung der Patella durch Anspannung des *M. quadriceps* bei gestrecktem Kniegelenk. Die dabei eintretenden Veränderungen in der Größe der Fiederungswinkel und der Länge der Muskelfasern führen zu einer Vergrößerung der nach medial und zu einer Verkleinerung der nach lateral gerichteten Seitenzugkomponente.

▽ = Tuberositas tibiae; punktierte Linie = Senkrechte durch deren Mitte; ○ = Patella; s_1 (ausgezogene Linie) = Sehnenzugrichtung bei erschlafftem *M. quadriceps*; s_2 (gestrichelte Linie) = Sehnenzugrichtung bei angespanntem *M. quadriceps*; A und B = Ursprungspunkte der Muskelfasern a und b (bzw. a' und b'). Bei s_1 ist der Fiederungswinkel $\alpha = \beta$, bei s_2 ist α' größer als β'

erwähnten Sicherungseinrichtungen der Patella gegen Dislokationen nach lateral von Bedeutung. Einmal reichen die die Patella nach medial ziehenden Fasern des *M. vastus medialis* weiter nach distal herab (meist bis in die Höhe der halben Patella) als ihre Antagonisten auf der Außenseite, so daß die medialwärts gerichtete Komponente besser zur Geltung kommt. Ferner tritt auf der medialen Seite die vasto-adductorale Muskelschlinge als Sicherungsapparat der Patella gegen Verschiebungen nach lateral in Tätigkeit (Kiesselbach, 1954); sie ist besonders wirksam bei er-

höher Beanspruchung, z. B. beim Stemmen, wobei die vasto-adductorale Muskelschlinge durch die Abduktions- und Außenrotationsstellung im Hüftgelenk gedehnt ist. Schließlich ist die Patella durch die Überhöhung der lateralen Condylenwanne und durch die Retinacula patellae gesichert.

Bemerkenswerterweise erfolgen Luxationen der Patella fast ausschließlich nach lateral. Auf die verschiedenen Ursachen, die eine derartige Luxation bewirken können, sei hier nicht näher eingegangen. Doch wird durch diese bevorzugte Luxationsrichtung die aus dem anatomischen Präparat und aus theoretischen Erwägungen abgeleitete Tendenz zur Dislokation der Patella nach lateral bestätigt.

III. Die Seitenzugkomponenten des M. quadriceps bei gebeugtem Kniegelenk

Mit zunehmender Beugung des Kniegelenkes findet durch die Vergrößerung des Hebelarmes der Körperschwere (Abb. 8) eine erhöhte Beanspruchung von Quadriceps und Patella statt¹). Diese nimmt durch das Tragen einer Last oder durch das Auffangen des Körpergewichtes beim Sprung oder Lauf noch erheblich zu.

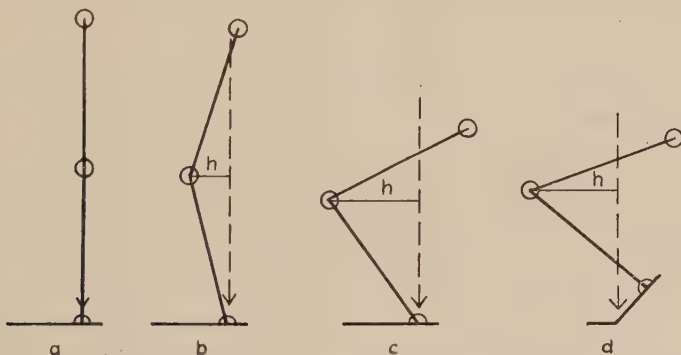


Abb. 8. Schematische Darstellung der Vergrößerung des Hebelarmes (h) der Körperschwere bei zunehmender Beugung im Kniegelenk zur Veranschaulichung der steigenden Beanspruchung von M. quadriceps und Patella. Oberer Kreis: Hüftgelenk; unterer Kreis: Kniegelenk; Halbkreis: oberes Sprunggelenk; Pfeil: Wirkungsline des Körpergewichtes.

- Bei gestrecktem Kniegelenk ist $h = 0$.
- und c) Der Fuß steht mit ganzer Sohle auf; die Wirkungsline des Körpergewichtes geht durch das Drehzentrum des oberen Sprunggelenkes.
- Die Wirkungsline des Körpergewichtes verläuft bei erhobener Ferse durch den Ballen. Verstärkung der Beugung im Kniegelenk bei gleichlangem Hebelarm wie c)

¹ Nach Berechnungen von Fürmaier (1953) steigt der Auflagedruck der Patella bei einem Körpergewicht von 80 kg vom 0-Wert beim Beginn der Streckaktion auf 592 kg bei 90° und auf 1042 kg bei 45° Beugung.

Im folgenden wird gezeigt, wie es gleichzeitig mit der wachsenden Beanspruchung bei fortschreitender Beugung des Kniegelenkes in zunehmendem Maße zu einer Reduktion der die Patella seitwärts ziehenden Kräfte kommt.

Bei den Beugebewegungen wandert die Patella, bezogen auf den Oberschenkel, nach distal und gleichzeitig nach lateral (vgl. S. 454, 455). Hierbei ändert das Ligamentum patellae seine Verlaufsrichtung. Zog es in der Streckstellung von oben-innen nach unten-außen, dann verläuft es in maximalen Beugestellungen von oben-außen nach unten-innen (Abb. 1—4). Dieser Wechsel in der Verlaufsrichtung des Ligamentum patellae beruht nicht nur auf einer Lateralverschiebung der Patella; wie bereits erwähnt, ist er zu einem Teil durch eine leichte Innenrotation des Unterschenkels zu Beginn und wohl auch am Ende der Beugebewegung bedingt, wodurch der Ansatz des Ligamentum patellae an der Tuberositas tibiae nach medial verlagert wird.

Auf S. 459, 460 wurde abgeleitet (Abb. 6), daß bei einer reinen Lateralverschiebung der Patella die Zahl der Muskelfasern mit einer Seitenzugkomponente nach medial zunimmt und die Zahl derer mit einer Komponente nach lateral abnimmt. Ferner kommt es zu einer Vergrößerung der Fiederungswinkel und Verlängerung der Muskelfasern auf der medialen Seite und zu einer Verkleinerung der Fiederungswinkel und Verkürzung der Muskelfasern auf der lateralen Seite.

Nun tritt bei einer Beugebewegung ja nicht nur eine Lateralverschiebung, sondern in viel größerem Ausmaße gleichzeitig eine Distalverschiebung der Patella (bezogen auf den Oberschenkel) ein, wobei der *M. quadriceps* gedehnt wird. Bei der Verlängerung eines gefiederten Muskels tritt außer einer Verlängerung der einzelnen Muskelfasern eine Verkleinerung der Fiederungswinkel ein.

Die Abb. 9 demonstriert die verschiedenen Kombinationswirkungen, die durch die gleichzeitige Lateral- und Distalverschiebung der Patella entstehen. Es wird angenommen, daß in der Streckstellung (Sehnenzugrichtung s_1) zwei gleichlange Muskelfasern a und b (je 7,4 cm lang; die Zeichnung wurde auf die Hälfte verkleinert) von einem medial gelegenen Ursprungspunkt A und von einem lateral gelegenen Ursprungspunkt B mit einem Fiederungswinkel von je 70° ($\alpha = \beta$) an der Patella ansetzen. Bei der Beugung soll sich die Patella um 2 cm nach lateral und (be-

zogen auf den Oberschenkel mit den festliegenden Punkten A und B) um 6 cm nach distal verschoben. Die Verschiebungsbreite nach lateral ist durch die von jeder Patella nach unten verlaufende

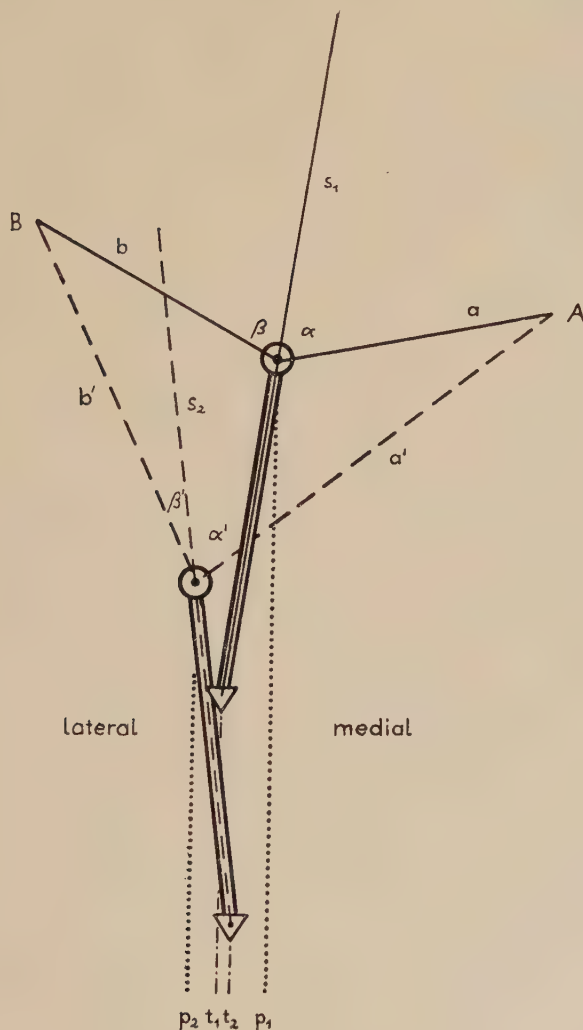


Abb. 9. Schema der bei der Beugung des Kniegelenkes auftretenden Lageveränderung der Patella und der damit verbundenen Lateralschwenkung der Sehnenzugrichtung ($s_1 \rightarrow s_2$). Sehnenzugrichtungen und Muskelfasern sind in eine Ebene projiziert. Im Vergleich zur Streckstellung (ausgezogene Linien) hat sich bei maximaler Beugstellung (gestrichelte Linien) durch Veränderungen von Fiederungswinkeln und Faserlängen das Verhältnis der Seitenzugkomponenten erheblich zugunsten der nach medial wirkenden Kräfte verschoben.

∇ = Tuberositas tibiae; \odot = Patella; s_1 = Sehnenzugrichtung bei gestrecktem, s_2 = bei maximal gebeugtem Kniegelenk; A und B = Ursprungspunkte der Muskelfasern a und b (bzw. a' und b'). Bei s_1 ist der Fiederungswinkel $\alpha = \beta$, bei s_2 ist α' wesentlich größer als β' . Im übrigen vgl. Text

punktierte Senkrechte (p_1 und p_2) wiedergegeben. Ferner wird eine gleichzeitige Verlagerung der Tuberositas tibiae nach medial um 0,3 cm angenommen, wodurch die Innenrotation des Unterschenkels berücksichtigt werden soll. Die Verschiebungsbreite der Tuberositas tibiae ist durch die beiden unten in der Mitte gezeichneten Senkrechten t_1 und t_2 (Punkt-Strich-Linien) zum Ausdruck gebracht. Die bei maximaler passiver Beugung auftretende Sehnenzugrichtung (s_2) und die zugehörigen Muskelfasern sind gestrichelt wiedergegeben. Im Verlaufe der Beugung hat sich der von der verlängerten Muskelfaser a' gebildete Fiederungswinkel α' relativ wenig verkleinert (von 70° auf 60°), der von der weniger stark verlängerten Faser b' gebildete Fiederungswinkel β' ist jedoch erheblich kleiner geworden (von 70° auf 20°). Während bei der Sehnenzugrichtung s_1 (gestrecktes Kniegelenk) die Seitenzugkomponente der Faser a nach medial gleich der Seitenzugkomponente der Faser b nach lateral war, hat sich nach maximaler Beugung im Kniegelenk (Sehnenzugrichtung s_2) das Verhältnis der Seitenzugkomponenten erheblich zugunsten der nach medial wirksamen Kraft verschoben. Dazu kommt noch, daß sich die Zahl der nach medial ziehenden Fasern vermehrt hat.

Aus der Abb. 9 läßt sich noch ein wichtiger Schluß über das Verhältnis der Länge von medial gelegenen Muskelfasern des Quadriceps zu der Länge von lateral gelegenen Fasern ableiten. Das Prinzip der Veränderungen von Fiederungswinkeln und Faserlängen bei der Beugung des Kniegelenkes ist dort unter der Voraussetzung dargestellt worden, daß bei gestrecktem Kniegelenk (Sehnenzugrichtung s_1) zwei *gleich lange* Muskelfasern a und b in einem Winkel von 70° an der Patella ansetzen. In der Beugestellung (s_2) hat die Faser a mehr an Länge zugenommen als die Faser b (a' ist um 0,6 länger als a, b' um 0,4 länger als b); die Strecken, um die sich die Fasern verlängert haben, verhalten sich zueinander wie 3:2. Wenn sich die Faser b bei der Beugung tatsächlich um eine kürzere Strecke verlängern würde als die ursprünglich gleichlange Faser a, dann könnte sie infolge unzureichender Dehnung ihr Kontraktionspotential bei der Streckbewegung nur zum Teil ausnutzen. Dieses kommt aber voll zur Wirkung, wenn die Faser b entsprechend kürzer ist als die Faser a. Stellen wir uns vor, daß in Abb. 9 die Faser b um knapp $\frac{1}{4}$ kürzer wäre, als sie eingezeichnet ist; dann würde sie sich bei der angegebenen Beugebewegung des Kniegelenkes in demselben

Maßstab verlängern wie die Faser a, nämlich um 0,6 ihrer Ausgangslänge. Theoretisch ist also zu erwarten, daß lateral gelegene Muskelfasern kürzer sind als medial gelegene. Vergleichen wir nun einmal am anatomischen Präparat die Längen entsprechender Muskelfasern des Quadriceps miteinander. An einem in Normalstellung des Beines fixierten M. quadriceps wurden an einer Stelle, an der der Fiederungswinkel auf beiden Seiten etwa 70° betrug, für die Längen von Fasern des M. vastus medialis durchschnittlich 7,4 cm, für die des M. vastus lateralis durchschnittlich 5,3 cm gemessen. Tatsächlich ergibt sich also, daß die *am anatomischen Präparat gemessenen Werte für die betreffenden Faserlängen mit den theoretisch zu fordernden Längenverhältnissen durchaus übereinstimmen*. Wenn auch die Beziehungen zwischen Faserlängen und wechselnden Fiederungswinkeln des M. quadriceps unter den vorliegenden Gesichtspunkten (und unter Berücksichtigung der Faserdicke) im einzelnen noch einer eingehenden Untersuchung bedürfen, so zeigen die obigen Angaben doch schon eindeutig, daß die Faserlängen des M. vastus medialis und des M. vastus lateralis den durch die Verlagerung der Sehnenzugrichtung erforderlichen Bedürfnissen entsprechen.

Aus den in diesem Abschnitt durchgeführten Ableitungen geht hervor, daß *das in der Streckstellung vorhandene Übergewicht der die Patella nach lateral ziehenden Kräfte mit zunehmender Beugung abnimmt*. Damit ist eine hervorragende Anpassung im Verhältnis der Seitenzugkomponenten des M. quadriceps auf die Patella an die stärkere Beanspruchung bei Beugebewegungen gegeben.

Des weiteren dürfte bei fortschreitender Beugung durch die Annäherung der auf den Oberschenkel projizierten Zugrichtung des M. quadriceps an die Richtung der Femurschaftachse die Beanspruchung des Femur herabgesetzt werden.

Eine Schwenkung der Sehnenzugrichtung des M. quadriceps nach lateral kann auf zweierlei Weise zustande kommen: einmal durch eine Lateralverschiebung der Patella, zum anderen durch eine Medialverschiebung der Tuberositas tibiae. Bei der Beugung des Kniegelenkes sind — wie gezeigt wurde — diese beiden Möglichkeiten in kombinierter Form verwirklicht (vgl. S. 454 und 466, sowie Abb. 9).

Von einer verstärkten Medialverschiebung der Tuberositas tibiae wird in der Klinik Gebrauch gemacht, wenn zur Beseitigung

einer habituellen Luxation der Kniescheibe — bekanntlich erfolgt diese fast immer nach lateral — die Tuberositas tibiae mit ansetzendem Ligamentum patellae nach medial versetzt wird ¹⁾. Die dabei auftretenden Verschiebungen im Kräfteverhältnis der Seitenzugkomponenten des M. quadriceps (Verkleinerung der nach lateral, Vergrößerung der nach medial wirksamen Kraftkomponente) beruhen auf den oben dargelegten Veränderungen von Fiederungswinkeln und Faserlängen, wie sie durch die Schwenkung der Sehnenzugrichtung bedingt sind.

C. Ergebnisse der Untersuchung

1. Im Anschluß an frühere Untersuchungen des Verfassers, die sich mit dem Überwiegen der die Patella nach lateral ziehenden Kräfte bei gestrecktem Kniegelenk und den hierbei auftretenden Sicherungen für die Patella gegen Luxationen nach lateral beschäftigen, werden zunächst die *Lageveränderungen der Patella* in Streck- und Beugestellungen des Kniegelenkes *beim Lebenden* dargestellt. Hierbei zeigt sich, daß die in Streckstellung von oben-innen nach unten-außen verlaufende Sehnenzugrichtung (Abb. 1, 2) bei der Beugung des Kniegelenkes eine Schwenkbewegung um die Tuberositas tibiae nach lateral vollführt; sie verlagert sich bei zunehmender Flexion über die Senkrechte hinweg und zieht bei maximaler Beugung von oben-außen nach unten-innen (Abb. 3, 4; Annäherung der auf den Oberschenkel projizierten Sehnenzugrichtung an die Femurschaftsachse).

2. In *Streckstellung des Kniegelenkes* findet bei der Anspannung des M. quadriceps eine Verlagerung der Patella nach proximal und lateral statt (Übergang von der Ruhestellung in die Arbeitsstellung). Dabei kommt es zu einer Vergrößerung der die Patella nach medial und zu einer Verkleinerung der sie nach lateral ziehenden Kräfte (Abb. 7).

Diese Änderung im Verhältnis der Seitenzugkomponenten des M. quadriceps beruht auf einer *Lateralverschiebung der Patella* und der damit zusammenhängenden entsprechenden *Schwenkung der Sehnenzugrichtung nach außen*. Letztere führt, wie an einem Schema (Abb. 6) abgeleitet wird, im Prinzip zu einer Ver-

¹⁾ Über diese heute häufig angewandte Operationsmethode wurde nach Ehrensberger (1899) schon 1896 von Casati und 1899 von Goldthwait berichtet.

größerung der Fiederungswinkel und einer Verlängerung der Muskelfasern mit einer Zugkomponenten nach medial und zu einer Verkleinerung der Fiederungswinkel und Verkürzung der nach lateral wirksamen Muskelfasern. Die Ursprünge eines Teiles der letzteren Fasern gelangen zudem bei zunehmender Lateralverschiebung der Patella von der lateralen auf die mediale Seite der Sehnenzugrichtung (Abb. 6). Dabei verändert sich ihr zunächst lateral von der Sehnenzugrichtung gelegener Fiederungswinkel so sehr, daß er über einen Nullwert auf die mediale Seite der Sehnenzugrichtung gelangt; diese Fasern erhalten dadurch eine die Patella nach medial ziehende Komponente.

3. Bei der *Beugung des Kniegelenkes* kommt es zu einer weitergehenden *Schwenkung der Sehnenzugrichtung des M. quadriceps nach außen*, die von ganz besonderer Bedeutung für Quadriceps und Patella ist. Mit zunehmender Beugung wird die Patella in steigendem Maße nach distal (bezogen auf den Oberschenkel) und nach lateral verlagert (Abb. 1 bis 4). Die Distalverschiebung führt zu einem Kleinerwerden der Fiederungswinkel und zu einer Verlängerung der Muskelfasern des Quadriceps; die Lateralverschiebung bedingt die in Absatz 2 genannten Veränderungen von Fiederungswinkeln und Faserlängen. (Die bei der Lateralverschiebung der Patella auftretende Schwenkung der Sehnenzugrichtung nach lateral wird durch eine leichte Innenrotation des Unterschenkels noch vermehrt.) Die Kombination von gleichzeitiger Distal- und Lateralverschiebung der Patella bringt eine relativ geringe Verkleinerung der Fiederungswinkel der medial von der Sehnenzugrichtung gelegenen Muskelfasern und eine relativ starke Verkleinerung der Fiederungswinkel der lateral gelegenen Fasern mit sich (Abb. 9). Letztere kann so weit gehen, daß die Winkel negative Werte annehmen, d. h. daß die Seitenzugkomponente der entsprechenden Muskelfasern von einer Zugrichtung nach lateral in eine solche nach medial umschlägt (vgl. Absatz 2 und Abb. 6). Dazu kommt, daß die auf der medialen Seite gelegenen, längeren Muskelfasern absolut mehr an Länge zunehmen als die kürzeren Muskelfasern auf der lateralen Seite. *Durch diese Veränderungen wird die die Patella nach lateral ziehende Kraftkomponente verkleinert, die nach medial wirksame vergrößert. Darin ist eine Sicherung der Patella gegen die in Streckstellung vorhandene Dislokationstendenz nach lateral*

(Abb. 5) zu sehen. Je mehr die Beanspruchung von Quadriceps und Patella bei fortschreitender Beugung des Kniegelenkes steigt (Abb. 8), um so geringer werden — bedingt durch die zunehmende seitliche Verschiebung der Patella — die die Patella nach lateral ziehenden Kräfte. Das Wechselspiel der Kräfteverhältnisse entspricht den funktionellen Bedürfnissen.

D. Schrifttum

Braus, H. und C. Elze: Anatomie des Menschen. 1. Bd., Berlin-Göttingen-Heidelberg 1954. — Ehrensberger, J.: Über habituelle Patellarluxationen und ihre Behandlung. Med. Diss., Würzburg 1899. — Fick, R.: Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, 2. Teil, Jena 1910. — Fürmaier, A.: Beitrag zur Mechanik der Patella und des Gesamtkniegelenkes. Arch. Orthop. usw. **46** (1953). — Kiesselbach, A.: Untersuchungen über den funktionellen Einbau des M. quadriceps in das Gefüge des Oberschenkels. Verh. Anat. Ges. in Münster 1954, Erg.-Heft zum 101. Bd. des Anat. Anz. (Jena 1954). — v. Lanz, T. und W. Wachsmuth: Praktische Anatomie. 1. Bd., 4. Teil: Bein und Statik, Berlin 1938. — v. Lanz, T.: Anatomische und entwicklungsgeschichtliche Probleme am Hüftgelenk. Verh. dtsch. orthop. Ges. Stuttgart 1949. — Pfuhl, W.: Die gefiederten Muskeln, ihre Form und Wirkungsweise. Z. Anat. Entw.gesch. **106** (1937).

Anschrift des Verfassers: Regensburg, Schloß Prüfening.

Aus dem Anatomischen Institut der Freien Universität Berlin (Direktor: Professor Dr. E. von Herrath) und aus dem Laboratorium für Elektronenmikroskopie der Technischen Universität Berlin (Leiter: Dipl.-Ing. E. Krämer)

Elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Lungenalveole

Von

H.-J. Clemens

Mit 12 Abbildungen und 5 Figuren im Text

(Eingegangen am 30. April 1954)

Die moderne Technik hat der Erforschung feinsten Gewebstrukturen auch im Bereich der Lunge neue Impulse vermittelt, die zu einer einheitlicheren Vorstellung von dem Bau der Alveolarwand beitragen könnten. Lichtmikroskopische Untersuchungen führten bisher zu folgenden Anschauungen:

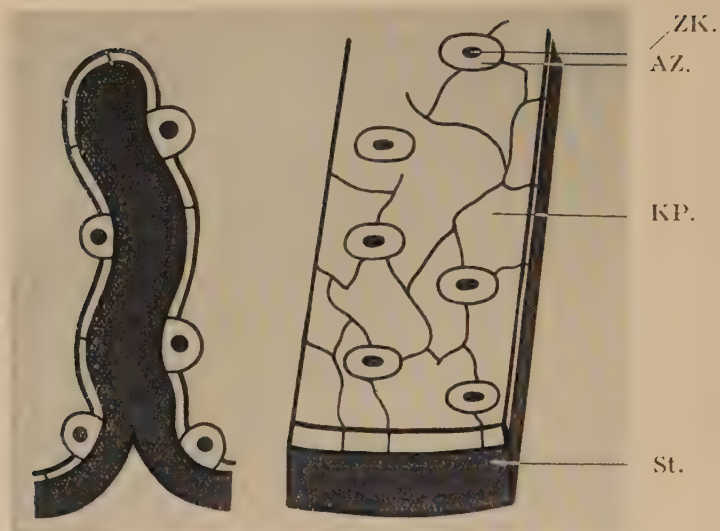
1. Die Alveole wird kontinuierlich ausgekleidet durch kernhaltige, kubische, in den Kapillarnischen gelegene Zellen und durch größere, unregelmäßige „kernlose Platten“. Die „kernlosen Platten“ stellen durch Kernverlust aus den Alveolarepithelzellen hervorgegangene Elemente dar; sie sind entodermalen Ursprungs wie die Alveolarepithelzellen (Fig. 1).

Klassische Theorie nach Kölliker (1881) und Elenz (1864).

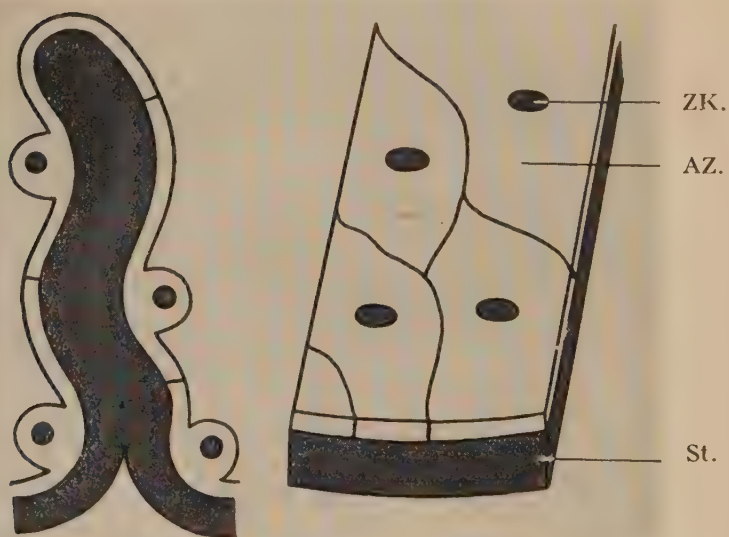
2. Die Alveolarwand wird durch membranöse Fortsätze der kubischen Alveolarepithelzellen kontinuierlich ausgekleidet. „Kernlose Platten“ gibt es nicht (Fig. 2).

Bensley and Bensley (1935); Miller, W. S. (1947); Maximow and Bloom (1953).

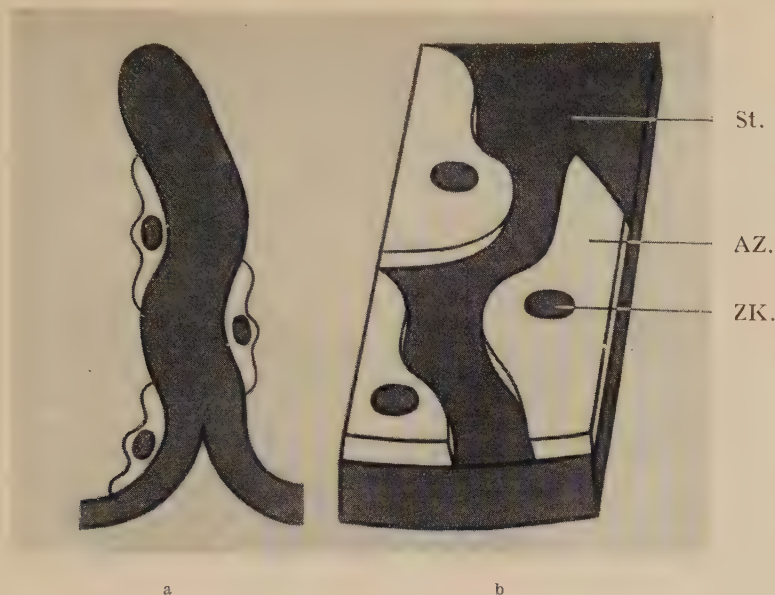
3. Der Wandbelag besteht aus kubischen Zellen, die, mit flügelartigen Fortsätzen versehen, das Lungenstroma nur teilweise bedecken, so daß die Kapillaren an diesen Stellen frei in das Alveolarlumen hineinragen (Fig. 3).



Figur 1. AZ. = Alveolarepithelzelle; ZK. = Zellkern; KP. = Kernlose Platte; St. = Lungenstroma; a) = Kantenansicht; b) = Flächenansicht



Figur 2. AZ. = Alveolarepithelzelle; ZK. = Zellkern; St. = Lungenstroma; a) = Kantenansicht; b) = Flächenansicht



Figur 3. AZ. = Alveolarepithelzelle; ZK. = Zellkern; St. = Lungenstroma;
a) = Kantenansicht; b) = Flächenansicht

Bargmann (1951) und v. Hayek (1951 und 1953) sehen die beiden letztgenannten Möglichkeiten als normal an und erklären die Unterschiede mit den verschiedenen funktionellen Zuständen der Alveolarepithelzellen. Das v. Hayeksche Schema (1953) über den Bau der Lungenalveole dürfte inzwischen durch die Befunde von Low widerlegt worden sein.

4. Die Alveolarwand wird von diskontinuierlich gelagerten, in den Kapillarnischen vereinzelt oder in Gruppen gelegenen Alveolarepithelzellen ausgekleidet, die keine größeren Fortsätze haben. Allgemein besteht die Auffassung, daß die Alveolarepithelzellen entodermalen Ursprungs sind. Eine Ausnahme hiervon macht Policard (1950). Schwieriger zu beurteilen ist, was zwischen den Alveolarepithelzellen liegt. Es heißt, daß hier die Lungenkapillaren „nackt“ in das Alveolarlumen hineinragen und damit direkt mit der Außenluft in Berührung kommen. Dieser Punkt bedarf einer näheren Erläuterung. Ragt die Kapillare „nackt“ in das Alveolarlumen hinein, so müßte dies nach unserer Vorstellung von dem Bau der Kapillarschwandung heißen, daß das Kapillargrundhäutchen, bestehend aus einer amorphen Kittsubstanz mit mehr oder weniger zahlreich eingelagerten Fasern, die eigentliche Grenzschicht dar-

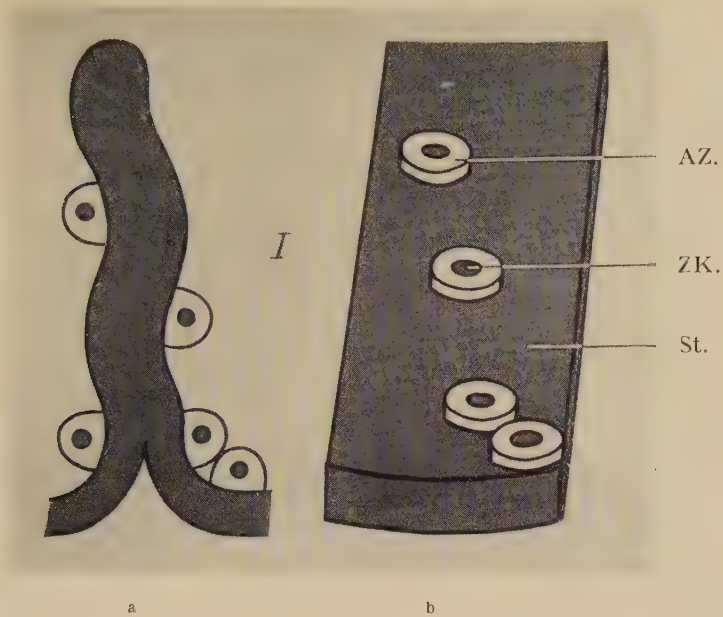
stellt, die mit der Luft direkt in Kontakt kommt. Das Vorhandensein von Pericyten an den Lungenkapillaren ist, wenn man von den Anurenlungen absieht, niemals nachgewiesen worden (vgl. Bargmann, 1936, S. 845). Vereinzelt wird daneben aber auch eine Grenzmembran angenommen. Bei Annahme einer Membran besteht keine Einigkeit darüber, ob es sich um eine *Membrana propria* epithelialer Herkunft oder um eine Basalmembran mesodermaler Herkunft im Sinne Plenks (1927) handelt. Auch ist man sich nicht einig darüber, wie sich eine solche Membranagemäßig zu den Alveolarepithelzellen verhält. Sitzen die Alveolarepithelzellen der Membran auf (Seemann, 1931; mesodermale Membran, strukturlos), liegen sie in der gleichen Ebene oder werden sie von der Membran überzogen (Leblond and Bertalanffy, 1951, Grenzmembran, gebildet vom Retikulum).

Clara (1936); Loosli, Adams and Thornton (1949); Hesse and Loosli (1949); Short (1950); Potter and Loosli (1951); Shimai and Tamaru (1951); Bertalanffy and Leblond (1953); vgl. auch Bargmann (1936), Kapitel D).

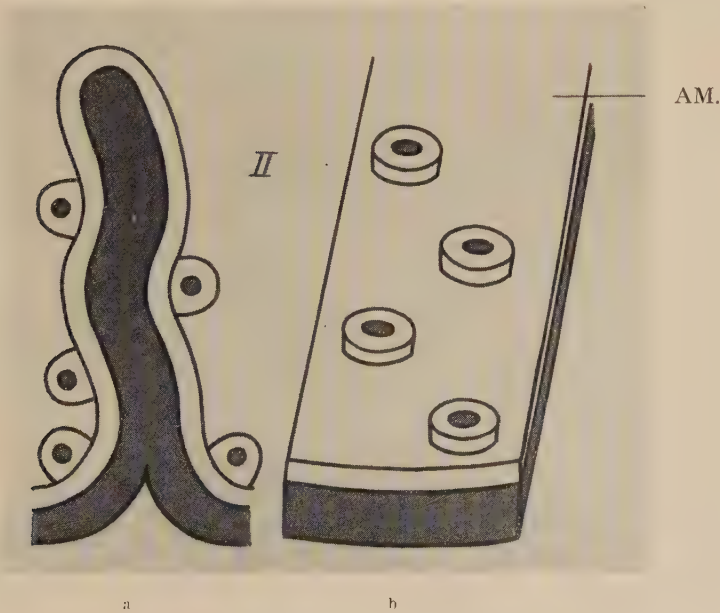
Um die verschiedenen Auffassungen besser zur Darstellung zu bringen, werden hier zwei Schemata gegeben (Fig. 4).

Betrachtet man die unter 1—4 geschilderten Auffassungen, so werden — ohne Rücksicht auf die Genese — insgesamt folgende Wandelemente angenommen: a) Alveolarepithelzellen mit oder ohne größere Fortsätze, b) kernlose Platten, c) Kapillaren mit Interzellulärsubstanzen, d) strukturlose oder faserhaltige Membranen.

Durch die Einführung der Elektronenmikroskopie war es möglich, dieses Problem unter grundsätzlich neuen Voraussetzungen erneut aufzugreifen und zu überprüfen. Auf diesem Gebiete liegen bisher elektronenmikroskopische Beobachtungen von Low (1952 und 1953) und von Clemens (1954) vor. Low untersuchte Lungen von weißen Ratten (1952), von Mäusen, Kaninchen, Meerschweinchen und vom Menschen (1953). Er faßte seine Befunde dahingehend zusammen, daß die Alveolarwandung einiger Säugerlungen von einer extrem verdünnten, kontinuierlichen Schicht überzogen wird, die er als flächenhaft ausgezogenen Fortsatz der Alveolarepithelien deutet. Eine ausführliche Würdigung



Figur 4. AZ. = Alveolarepithelzelle; ZK. = Zellkern; AM. = Alveolarmembran;
St. = Lungenstroma; a) = Kantenansicht; b) = Flächenansicht



seiner Befunde erfolgt im Zusammenhange mit meinen Untersuchungsergebnissen. Clemens (1954, Wanderratte) konnte mit seinen Untersuchungen den Nachweis erbringen, daß an dem Aufbau der Alveolarwandlung in der Rattenlunge eine Membran beteiligt ist, deren Verhältnis zu den Alveolarepithelzellen zunächst noch ungeklärt blieb. Daneben gelang es mit Hilfe der trachealen Versilberung, die Frage nach der Schichtseite dieser Membran zu klären. Beide Autoren fanden keinen Anhalt für die Existenz der sogenannten „kernlosen Platten“. Es muß hierzu bemerkt werden, daß theoretisch die Möglichkeit vorhanden ist, daß die „kernlosen Platten“ mit den von Low und Clemens gefundenen Substraten identisch sind. Ich möchte daher meine die Existenz der kernlosen Platten ablehnende Stellungnahme damit begründen, daß ich bei meinen Untersuchungen keine Grenzlinien fand, die einer Zellgrenze im Sinne der klassischen Definition der „kernlosen Platten“ entsprechen würden (s. auch Fig. 1).

Die vorliegende Arbeit hat es sich zur Aufgabe gemacht, die Frage zu beantworten, ob die von Low und Clemens gefundenen Wandelemente ein Bestandteil der Alveolarepithelzellen sind, und ob daneben noch andere Wandbestandteile existieren, wie wir sie von der lichtmikroskopischen Untersuchung her kennen.

Material und Methode

Es wurden 17 Rattenlungen (*Mus norvegicus*) elektronenmikroskopisch beobachtet; 6 Weibchen und 11 Männchen im Alter zwischen 2 und 308 Tagen, darunter 3 Wildfänge. Nach Formolfixation oder Osmiumsäurefixation (1 0/0ig) wurden Gefrierschnitte von 5–10 μ Dicke angefertigt, auf fabrikneue, unbefilmte oder mit Kollodium-Trägerfolie befilmte Objektträger gebracht und untersucht. Ein Teil des Materials wurde tracheal versilbert (1 0/0ige AgNO_3 -Lösung), ein anderer Teil mit Platin schräg bedampft. Neben normalen elektronenmikroskopischen Aufnahmen wurden stereoskopische Aufnahmen gemacht. Als Untersuchungsgerät diente das AEG-Übermikroskop, Typ EM 8, mit einer Strahlenspannung bis zu 60 kV¹⁾.

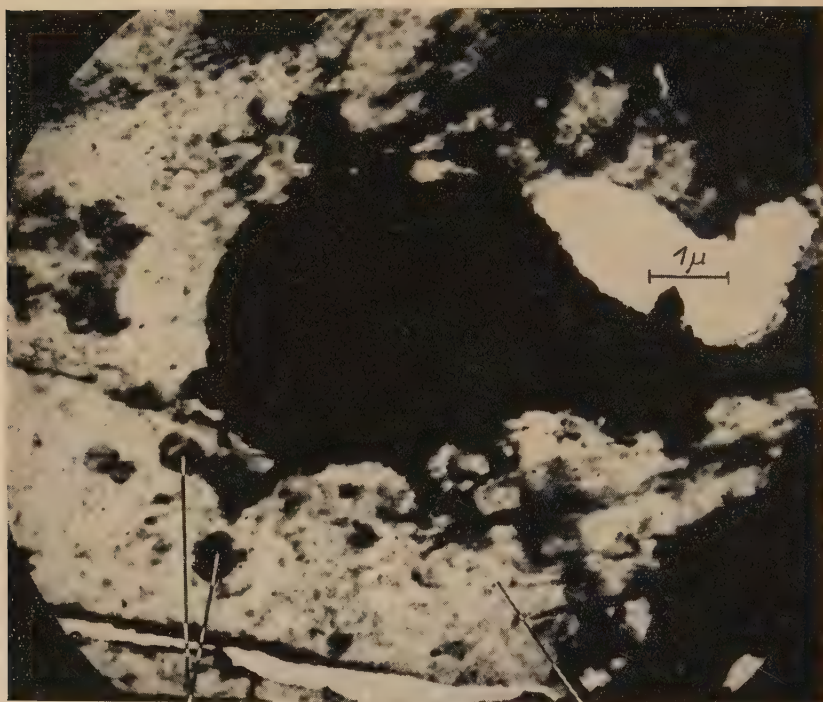
¹⁾ Herrn Dipl.-Ing E. Krämer und Herrn Ing. W. Westphal danke ich für die Unterstützung bei der Durchführung der elektronenoptischen Aufnahmen.

Eigene Untersuchungen

Bevor ich auf die Befunde näher eingehe, möchte ich an dieser Stelle einige grundsätzliche Bemerkungen darüber machen, welche Vorstellungen mich bei meinen elektronenoptischen Untersuchungen leiteten. Wie ich schon in meiner vorhergehenden Arbeit ausführte, hat es sich zur Darstellung von Flächenansichten als zweckmäßig erwiesen, 5–10 μ dicke Schnitte zu untersuchen. Es zeigte sich nämlich, daß auch bei den üblichen mikroskopischen Schnitten die dünnsten Stellen der Alveolenbecher elektronenmikroskopisch durchstrahlbar sind. Dies wird durch den kugelförmigen Bau der Alveolen begünstigt. Dadurch ergibt sich eine gute Vergleichsmöglichkeit mit den bekannten lichtmikroskopischen Bildern. Low verwendet im Gegensatz hierzu $\frac{1}{10}$ und $\frac{1}{50}$ μ dicke Schnitte. Hierbei läuft man allerdings Gefahr, Elemente, deren Schichtdicke größer als 0,1 bzw. 0,02 μ ist, zu zerschneiden, was bei entsprechender Lagerung der Objekte zu Schwierigkeiten in der Beurteilung der Befunde Anlaß geben kann.

Die Untersuchungen von Low und mir unterscheiden sich ferner in der Fixationsmethode. Low benutzte bei seinen Untersuchungen 1 %ige Osmiumsäure. Diese Schwermetallfixationsmethode wird in der Elektronenmikroskopie allgemein bevorzugt. Für die Untersuchung dickerer Schnitte ist die Osmiumsäurefixation weniger geeignet, da sie das Gewebe zu stark schwärzt und damit die elektronenmikroskopische Durchstrahlbarkeit herabsetzt. Insbesondere ist sie aber für Versilberungen ungeeignet. Bezüglich der Befunde verhalten sich jedoch beide Methoden gleichwertig.

Betrachtet man die Alveolarepithelzellen lichtmikroskopisch bei stärkster Vergrößerung, so sieht man, daß sich das Zytoplasma kurz hinter dem ovoiden Zellkern stark verdünnt und manchmal zipfelförmig auszieht. Dies erweckt den Eindruck, als ob sich hier das Zytoplasma in eine Größenordnung fortsetzt, die mit dem Lichtmikroskop nicht mehr zu erfassen ist. Bei der von mir angewandten Präparationstechnik sieht man im Elektronenmikroskop die Alveolarepithelzellkerne als runde bis ovoide undurchstrahlbare Gebilde. Vereinzelt weisen die Kerne kleine Ausbuchtungen auf. Der maximale Durchmesser der Kerne beträgt durchschnittlich 4–6 μ . Das Zytoplasma erscheint stark granu-



Lipoideinschlüsse

Silber

Abb. 1. Aufsicht auf eine Alveolarepithelzelle. Formolfixation; versilbert; Gefrierschnitt 5 μ ; 10000fache Vergr.

liert, grobschollig und flockig gefällig. Daneben fallen im Zytoplasma durchschnittlich 0,5—0,8 μ große runde Gebilde auf. Sie liegen an der Grenze der lichtmikroskopischen Sichtbarkeit, sind schlecht durchstrahlbar und haben eine große Ähnlichkeit mit den von Seemann beschriebenen Lipoideinschlüssen bzw. mit den von Meves und Tsukaguchi (zitiert nach Seemann) gefundenen großen Körnern nicht plastosomatischer Natur. Kristall- oder Eiseneinschlüsse, wie sie Seemann bei den Alveolarepithelzellen von Ratten und Mäusen beobachtete, konnte ich elektronenmikroskopisch bisher nicht nachweisen. Seltener findet man stäbchenförmige Ausfällungsfiguren. Das geschilderte Zustandsbild ist charakteristisch für den Bau des Zytoplasmas, welches man auf großen Strecken der Alveolarwandung findet. Auch im Querschnitt ist das Zytoplasma noch deutlich zu erkennen (Abb. 2 und 3). Vergleicht man die Befunde am Zyto-

plasma bei Osmiumsäure- und bei Formolfixation, so ergeben sich grundsätzlich die gleichen Bilder, wenn sie auch bei Formolfixation ausgeprägter erscheinen. Die Abb. 1 stellt eine flächenhaft ausgebreitete Alveolarepithelzelle dar; der Kern ist angeschnitten, aber nicht durchstrahlbar. Die kleinen schwarzen Kügelchen sind Silberpartikel, die durch tracheale Versilberung eingebracht wurden. Betrachtet man die Abb. 1 stereoskopisch, so zeigt sich, daß die Silberkügelchen auf der Zelle liegen. Wir haben also eine Aufsicht von der Luftseite her vor uns. Der geschilderte Zytoplasmazustand wird durch den plastischen Eindruck bei der stereoskopischen Betrachtung bestätigt. Es ist unmöglich, die durchschnittliche Dicke der zytoplasmatischen Fortsätze zu bestimmen, da das Zytoplasma in unmittelbarer Zellkernnähe im lichtmikroskopischen Bereich liegt, sich dann erheblich verdünnt und damit in den ultramikroskopischen Bereich gelangt. Daneben dürfte der Dehnungszustand der Lungenalveole eine nicht unerhebliche Rolle spielen. In den Abb. 2 und 3 schwankt die Stärke des Zytoplasmasaumes zwischen 0,06 und 2,3 μ .

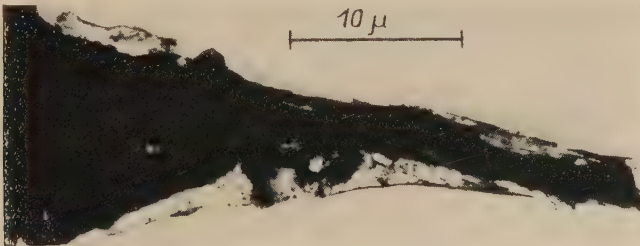


Abb. 2. Zytoplasmatische Wandbeläge auf einem Alveolarseptum in Kantenansicht. Formolfixation; Cremolan-Schnitt 1 μ ; 2250fache Vergr.

Wie ich in der ersten Mitteilung ausführte, findet man als weiteren Wandbelag der Lungenalveole membranartige Häutchen, die ich als Alveolarmembran bezeichnet habe. Es galt hier festzustellen, ob diese ein Bestandteil der Alveolarepithelzellen ist oder nicht. Die bei dem Zytoplasma beobachteten granulierten, grobscholligen und flockigen Zustandsbilder findet man bei der Alveolarmembran nicht. Diese erweist sich vielmehr als ein strukturloses Häutchen, welches den üblichen Kollodium-Trägerfolien sehr ähnlich sieht. Um Verwechslungen mit diesen zu vermeiden, habe ich vorwiegend fabrikneue unbefilmte Objektträger

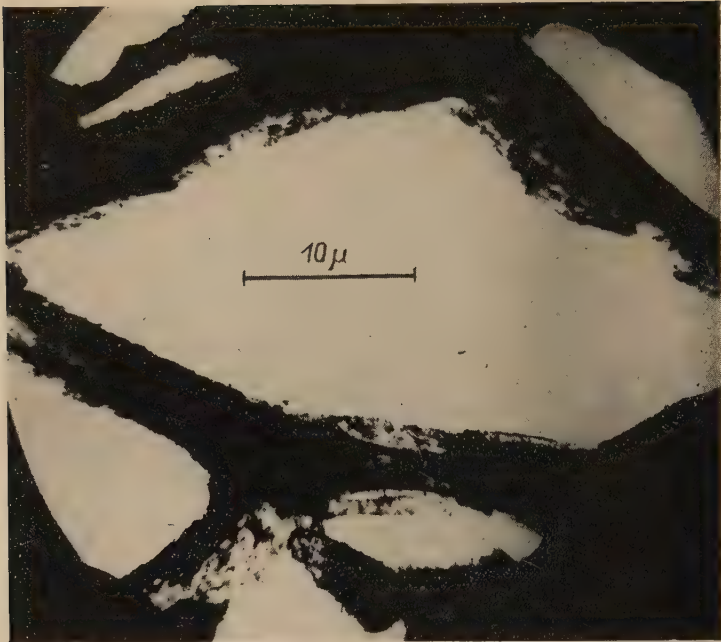


Abb. 3. Alveolarsepten mit zytoplasmatischen Wandbelägen. Formolfixation; Cremolan-Schnitt 1 μ ; 2250fache Vergr.

verwendet. Auf die Empfindlichkeit dieser Membran sowie auf ihre Retraktionseffekte habe ich früher ausführlich hingewiesen. Die Abb. 4 stellt eine durch die Schnittführung besonders gut isolierte Alveolarmembran dar. Wie man sich durch stereoskopische Betrachtung überzeugen kann, liegen die Silberkügelchen bei der Abb. 4 alle auf der Innenseite (Luftseite) der zusammengefallenen Alveolarmembran. Die dunkleren Streifen und Flecken in der Membran dürfen nicht mit Zytoplasmabestandteilen oder Faserbündeln verwechselt werden. Sie sind ausschließlich durch Überlagerungen und Faltungen entstanden. Einen Anhalt für eine faserige Struktur der Membran konnte ich in keinem Falle finden. Bei genauerer Betrachtung der Membran fällt auf, daß deren Oberfläche nicht glatt ist. Man hat — besonders bei sehr starken Vergrößerungen — den Eindruck, als ob man auf eine sehr feinkörnige Sandfläche blickt. Die stereoskopische Beobachtung dieser Stellen zeigt, daß sich kleinste warzenförmige Ausbuchtungen zur Luftseite hin über das Niveau erheben; ein Befund, der durch Bedampfung (Clemens 1954) deutlicher hervortritt. Diese



Abb. 4. Flächenansicht einer zusammengefalteten, versilberten Alveolarmembran. Formolfixation; Gefrierschnitt $10\ \mu$; 10000fache Vergr.

Noppen haben eine Größenordnung von ca. $5\text{--}8\ \mu$. Auf der Gewebsseite muß ein entsprechendes Zustandsbild angenommen werden. Kantenansichten der Membran sind seltener; da sie schlechter durchstrahlbar sind, erkennt man die Membran häufig erst dann, wenn sie sich von dem darunterliegenden Gewebe etwas abhebt (Abb. 5, 6). Die Dicke der Membran schwankt je nach Spannungszustand der Lungenalveole. Sie beträgt bei mir durchschnittlich $0,05\ \mu$ (minimal $0,02\ \mu$, maximal bis zu $0,3\ \mu$). Zeigt sich die Alveolarmembran in Flächenansicht, dann findet man freie Flächen bis zu einer Ausdehnung von $50 \times 50\ \mu$.

Als Beweis für die Wandständigkeit der von mir beschriebenen Elemente (Zytoplasma der Alveolarepithelzellen und Alveolarmembran) sehe ich die Lage der Silberkügelchen an. Unter der Voraussetzung, daß das Zytoplasma und die Alveolarmembran



Abb. 5. Alveolarmembran in Kantenansicht. Formolfixation; Cremolan-Schnitt 0,5 μ; 10000fache Vergr.



Abb. 6. Alveolarmembran in Kantenansicht. Osmiumsäurefixation; Gefrierschnitt 5 μ; 10000fache Vergr.

für das Silber undurchlässig sind, müssen die Argentumkügelchen, da die Lösung tracheal eingeführt wurde, immer auf der luftzugekehrten Seite der Gebilde liegen. Dies erscheint mir durch meine früheren Untersuchungen sowie dadurch erwiesen, daß ich das Silber niemals im eigentlichen Lungenstroma fand, soweit dieses durch entsprechende Schnitfführung durchstrahlbar war.

Die Abbildungen 7 und 8 zeigen Zytoplasma und Alveolarmembran nebeneinander. Die stereoskopische Betrachtung läßt erkennen, daß sich die Membran unter die zytoplasmatischen Ausläufer der Alveolarepithelzellen erstreckt. Neben den morphologischen Unterschieden könnte dieser Befund als Beweis dafür angesehen werden, daß die Alveolarmembran kein Bestandteil der Alveolarepithelzellen ist.

Eine weitere Beobachtung soll hier mitgeteilt werden, da sie möglicherweise einen Anhalt für die Klärung des klassischen

Silberlinienbildes geben könnte. Bei der stereoskopischen Betrachtung der Bilder fällt immer wieder eine außerordentlich starke Berg- und Talbildung der Wandelemente auf. Die Oberfläche der luftzugekehrten Alveolenwand bildet Kanten, Falten und Buchten.



Abb. 7. Alveolarepithelzellkern mit Zytoplasma, daneben Alveolarmembran. Formolfixation; Gefrierschnitt 5 μ ; 10000fache Vergr.

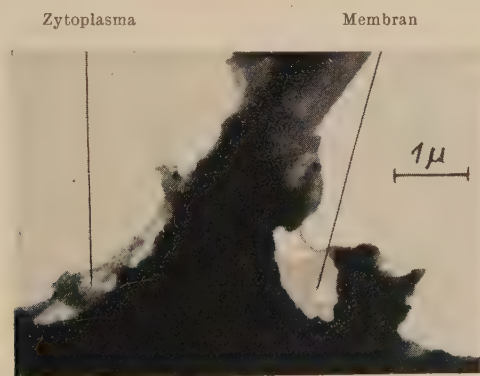


Abb. 8. Zytoplasmabelag und Alveolarmembran an einem Alveolarseptum. Formolfixation; Gefrierschnitt 5 μ ; 10000fache Vergr.

Da sich die elektronenmikroskopische Untersuchung an der Lunge auf bisher unbekannte Gebiete erstreckt, war es zur Sicherung meiner Befunde erforderlich, einige weitere Lungenbestandteile in differentialdiagnostischer Hinsicht zu untersuchen.

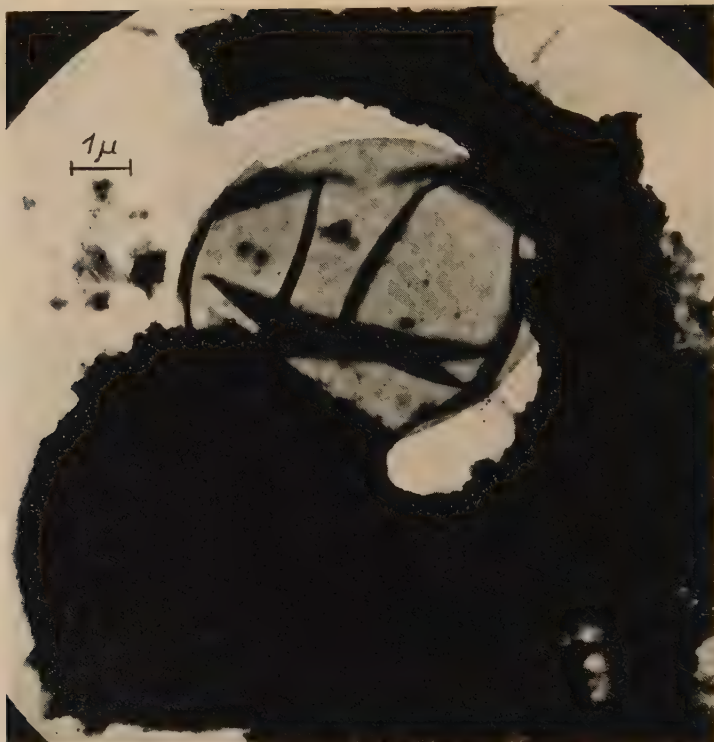
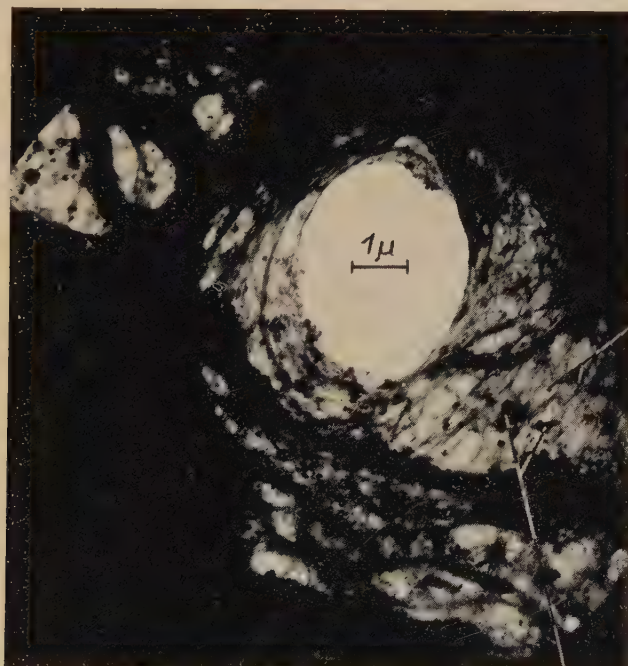


Abb. 9. Erythrocytenmembran in einer Kapillare. Formolfixation; Zupfpräparat; 10 000fache Vergr.

Abb. 9 zeigt in einer Kapillare die Erythrozytenmembran eines durch Aqua dest. hämolysierten Erythrozyten. Eine Verwechslung mit der Alveolarmembran wird vermieden, wenn man sich vergegenwärtigt, daß die Erythrozytenmembran immer doppelschichtig ist und in den meisten Fällen eine typische Fältelung aufweist. Da theoretisch die Möglichkeit besteht, daß die Grundsubstanz des Lungengewebes die Alveolarwand begrenzt, muß vergleichsweise auch diese betrachtet werden. In Abb. 10 sieht man eine Alveolarpore, die allseitig von Grundsubstanz umgeben ist. Der maximale Durchmesser der Alveolarpore beträgt $3.2\ \mu$. Die Auswahl dieses Bildes erfolgte, weil es einmal typisch für die Grundsubstanz der Lunge überhaupt ist, und zum anderen gleichzeitig den Bau einer Alveolarpore zeigt. Man sieht zahlreiche Faserbündel und vereinzelte Fibrillen, die in eine amorphe Kittsubstanz eingebettet sind. Diese Fasern erscheinen hier als dunkle streifige Züge, die in Achtertouren die Alveolarpore um-

greifen. Einzelheiten über den Feinbau der Fasern sind nicht zu erkennen; sie werden durch die amorphe Kittsubstanz maskiert. Am Rande der Pore finden sich fein verteilte Silberkügelchen. Eine Bedeckung der Porenwand durch eine Alveolarmembran oder durch Zytoplasmaausläufer der Alveolarepithelien fehlt. Die



Formolniederschläge

Abb. 10. Alveolarpore. Formolfixation; Gefrierschnitt 30 μ ; 7500fache Vergr.

in die Grundsubstanz eingelagerten Fasern sind ein deutliches Unterscheidungsmerkmal von der Alveolarmembran. Abb. 11 u. 12 zeigen das elektronenmikroskopische Bild der Pleura. Auch hier sind in der etwas reichlicher vorhandenen Kittsubstanz zahlreiche Faserbündel und Fibrillen eingelagert, die wir bei der Alveolarmembran nicht finden. Es handelt sich um ein formolfixiertes Häutchenpräparat der Pleura mediastinalis. Der Zellkern (Abb. 12) gehört zu einer Pleuradeckzelle. Das Zytoplasma dieser Zelle erscheint im Gegensatz zur Grundsubstanz etwas unscharf und ist anders strukturiert als das Zytoplasma der Alveolarepithelzellen.

Die Untersuchungen über den Bau der Erythrozytenmembran, der Grundsubstanz und der Pleura ergeben ganz andere Bilder, als man sie bei den Wandelementen der Lungenalveole sieht. Bei der Größenordnung der von mir verwendeten Schnitte (durchschnittliche Dicke 5—10 μ) ist außerdem die Möglichkeit gegeben, die topographische Lage der zu untersuchenden Gebilde lichtmikroskopisch zu kontrollieren.

Diskussion

Die elektronenmikroskopische Untersuchung hat ergeben, daß die Alveolarwand von zwei Elementen ausgekleidet wird, den Alveolarepithelzellen mit ihren zytoplasmatischen Ausläufern und der Alveolarmembran. Die Alveolarepithelzellen sitzen mit ihrer Basis der Alveolarmembran auf. Nach Low gelangt die „basement membrane“ — im Gegensatz zu meinen Befunden — normalerweise nicht an die luftzugekehrte Seite der Alveolenwand. Ausnahmen finden seiner Meinung nach nur an denjenigen Stel-

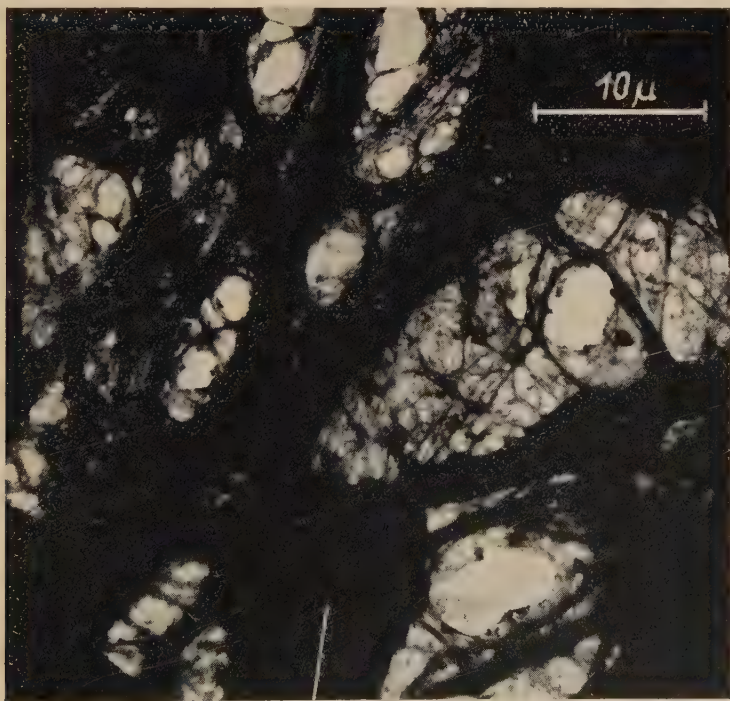


Abb. 11. Pleura. Formolfixation; Häutchenpräparat; versilbert; 2250fache Vergr.

len statt, an denen freie Zellen (Makrophagen) mit der Alveolenwand in Kontakt stehen. Er schreibt hierüber wörtlich:

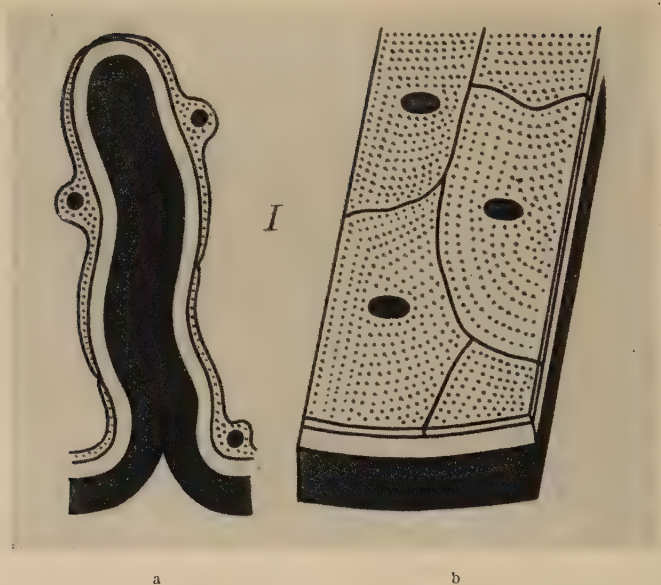
„At the margin of the free cell the epithelial sheet becomes indistinct or appears to be broken. Such a break (fig. 7, arrow 2, 1953) can involve the basement membrane which, in the illustrated case, appears to turn back on the surface of the macrophage.“

Übereinstimmend mit mir gibt Low die durchschnittliche Stärke der strukturlosen Alveolarmembran mit $0,5\text{--}0,1\ \mu$ an. Die Figur 5 zeigt in einer schematischen Übersicht die Untersuchungsergebnisse von Low und mir. Sie unterscheiden sich in folgendem Punkte: Die auf der Alveolarmembran aufsitzenden Alveolarepithelzellen haben Fortsätze, die nach Low eine kontinuierliche, nach meinen Befunden eine diskontinuierliche Auskleidung darstellen. Ob dieser Unterschied mit den verschiedenen Funktionszuständen der Alveolarepithelzellen gedeutet werden kann, wie es v. Hayek (1951) durch seine experimentellen Untersuchungen lichtmikroskopisch wahrscheinlich gemacht hat, läßt sich mit der vorliegenden Versuchsanordnung nicht überprüfen.

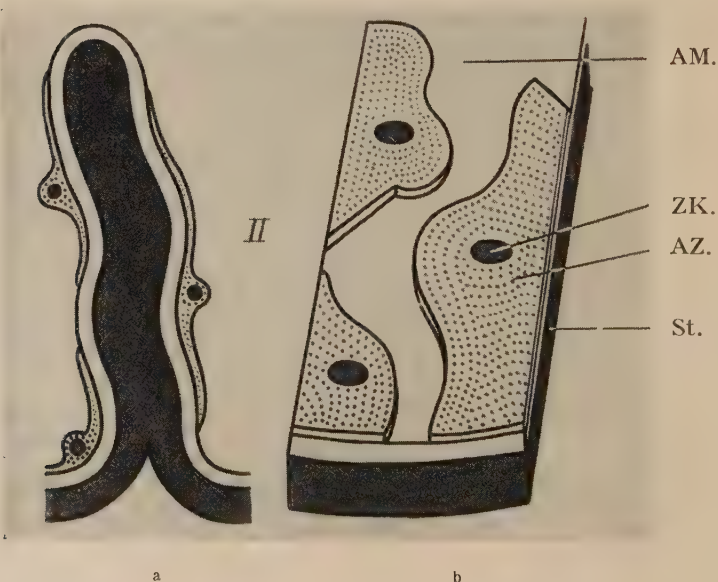


Pleura deckzelle

Abb. 12. Pleura. Formolfixation; Häutchenpräparat; 2250fache Vergr.



Figur 5. Schematische Darstellung der elektronenmikroskopischen Befunde von Low (I) und Clemens (II) AZ. = Alveolarepithelzelle; ZK. = Zellkern; AM. = Alveolarmembran; St. = Lungenstroma; a) = Kantenansicht; b) = Flächenansicht



Nach den elektronenmikroskopischen Befunden lassen sich die Unterschiede in den eingangs gegebenen Schemata dadurch erklären, daß sowohl die zytoplasmatischen Ausläufer der Alveolarepithelzellen als auch die Alveolarmembran größtenteils im ultramikroskopischen Bereiche liegen.

Bei der Frage nach der Bedeutung der Alveolarmembran liegt die Vermutung nahe, diese Membran als einen Bestandteil der Kapillaren aufzufassen. Dies würde bedeuten, daß die Alveolarmembran mit dem Kapillargrundhäutchen der Lungenkapillare identisch ist. Damit wären die Schichten, durch die hindurch der Gasaustausch in der Alveole erfolgen müßte, auf ein Minimum reduziert. Zur Diskussion dieser Frage sind in erster Linie die Befunde von Low heranzuziehen. Nach seinen Abbildungen zu schließen, muß sich die Alveolarmembran in zwei Blätter teilen, wobei das eine Blatt die Kapillaren umgreift, während das andere unter der Basis der Alveolarepithelzellen entlangzieht. In dem Bereich, in dem die Kapillaren in engste nachbarliche Beziehung zu den Alveolarepithelzellen treten, stellt die Membran eine Einheit dar, die die Basis sowohl für die Endothelzellen der Kapillaren als auch für die Alveolarepithelzellen bildet. Das würde bedeuten, daß die Lungenkapillaren ihrer Aufgabe entsprechend eine spezielle Wanddifferenzierung erfahren hätten; eine Vermutung, die schon Leblond und Bertalanffy (1951) in ihren Untersuchungen ausgesprochen haben. Nach ihrer Meinung werden die Kapillaren von einer Retikulinmembran umgeben, in der ganz vereinzelt Retikulumfasern auftreten. Daß solche Retikulummembranen an sich existieren, haben die elektronenmikroskopischen Untersuchungen an der Milz von v. Herrath (1954) gezeigt. Die meisten Forscher, die eine Membran in der Lungenalveole annehmen, glauben, ihre Entstehung dem Mesoderm zuschreiben zu müssen.

Eine weitere Deutung der Alveolarmembran wäre die, daß die Membran ein Ausscheidungsprodukt der Alveolarepithelzellen ist.

Wenn dieser Fragenkomplex auch erst durch embryologische Untersuchungen geklärt werden kann, so erscheint mir doch in diesem Zusammenhang der Befund (Low, Clemens) bedeutungsvoll, daß die Membran strukturlos ist, d. h. keine Faser- bzw. Fibrillenarten enthält. Nach der Definition von Plenk muß die Alveolarmembran im Sinne einer *Membrana propria* gedeutet werden, also epithelialer Natur sein. Das Fehlen von Fasern und

das physikalische Verhalten der Alveolarmembran sprechen gegen die Annahme, daß die Alveolarmembran mit dem Kapillargrundhäutchen identisch und mesodermaler Herkunft ist. Wie ich in einer früheren Veröffentlichung zeigen konnte, reißt die Membran leicht ein und retrahiert sich, indem sie sich von der Unterlage abhebt und nach außen, d. h. dem Gewebe zu, einrollt. Die Alveolarmembran dürfte durch ihre Dehnbarkeit in der Lage sein, sich den verschiedenen Füllungszuständen der Lungenalveole anzupassen, wodurch jederzeit ein kontinuierlicher Abschluß des eigentlichen Lungenstromas gegen die Außenluft gewährleistet wird.

Nach Fertigstellung dieser Arbeit erhielt ich Kenntnis von den Untersuchungen von Swigart und Kane (1954). Diese Autoren untersuchten die Lungen von Albinoratten. Sie nehmen gleichfalls eine Membran als Abschluß des Gewebes gegen die Außenluft an und ordnen sie der Grundsubstanz des Lungenstromas zu. Ihrer Meinung nach besteht eine enge Beziehung der Membran zu den Endothelzellen. Die Ansicht von Low, daß zytoplasmatische Ausläufer der Alveolarepithelzellen vorhanden sind, lehnen die genannten Autoren ab. Sie glauben vielmehr, daß die Alveolarepithelzellen ohne Zytoplasmafortsätze in das Lungenstroma eingelagert sind. Ebenso wie Low haben Swigart und Kane keine Flächenansichten der Membran dargestellt.

Zusammenfassung

Es wird erstmalig eine Alveolarmembran der Rattenlunge in Flächenansicht dargestellt. Sie stellt vermutlich eine kontinuierliche Grenzschicht dar, die das Lungengewebe gegen die Außenluft abgrenzt. Auf dieser Membran sitzen die Alveolarepithelzellen mit flächenhaft ausgebreiteten Zytoplasmafortsätzen, die die Alveolarwand diskontinuierlich bedecken. Damit haben wir es mit zwei Wandelementen zu tun, die den Alveolarwall auskleiden: Alveolarepithelzellen und Alveolarmembran. Der Beweis für die Wandständigkeit dieser Elemente wird in der Lagerung des tracheal eingeführten Silbers gesehen. Die Alveolarmembran ist strukturlos und hat eine durchschnittliche Dicke von $0,05\ \mu$. In der Membran finden sich aller kleinste warzenförmige Ausbuchtungen nach der Luftseite hin. Daneben wird ausführlich das elektronenmikroskopische Bild der Alveolarepithelzellen mit

ihren zytoplasmatischen Ausläufern beschrieben und gezeigt, daß diese sich bis zu $0,06\mu$ und weniger verdünnen können. Zur Sicherung der Befunde werden weitere Lungenbestandteile differentialdiagnostisch beurteilt (Erythrozytenmembran, Grundsubstanz, Pleura). Die Alveolarporen besitzen keinen besonderen Wandbelag. Abschließend werden die Möglichkeiten diskutiert, ob die Alveolarmembran ein Bestandteil der Lungenkapillaren oder ein Ausscheidungsprodukt der Alveolarepithelzellen ist. Kernlose Platten existieren nicht. Weitere Untersuchungen sind erforderlich, um die Genese der Alveolarmembran sowie die noch offenen Fragen zu klären.

Literatur

- Bargmann, W.: Die Lungenalveole. In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. V, Teil 3, S. 799—859, 1936. — Ders.: Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen, 2. Band. G. Thieme Verlag, Stuttgart 1951. — Bensley, R. D. and Bensley, S. H.: Studies on the lining of the alveolus of normal lungs of adult animals. *Anat. Rec.* **64** (1935) 41—49. — Bertalanffy, F. D. and C. P. Leblond: The continuous renewal of the two types of alveolar cells in the lung of the rat. *Anat. Rec.* **115** (1953) 515—542. — Clara, M.: Vergleichende Histobiologie des Nierenglomerulus und der Lungenalveole. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **40** (1936) 147—280. — Clemens, H. J.: Elektronenoptische Untersuchungen über den Bau der Alveolenwand in der Rattenlunge. *Z. Zellforsch.* **40** (1954) 1—7. — Ders.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Bau der Lungenalveole. *Verh. anat. Ges. Münster* 1954 (im Druck). — Ders.: Elektronenmikroskopische Bilder der Rattenlunge. *Verh. anat. Ges. Münster* 1954 (im Druck). — Elenz, E.: Über das Lungenepithel. *Würzburg. naturw. Z.* **5** (1864) 1—68. — Hayek, H. v.: Über reaktive Formveränderungen der Alveolarepithelzellen bei verschiedenem Sauerstoffangebot. *Z. Anat. u. Entw. gesch.* **115** (1951) 436—442. — Ders.: Die menschliche Lunge. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1953. — Herrath, E. v.: Die Morphologie des retothelialen Systems. *Verh. dtsh. Ges. Pathol.* 1953 13—25. — Hesse, F. E. and C. G. Loosli: The lining of the alveoli in mice, rats, dogs and frogs following acute pulmonary edema produced by ANTU poisoning. *Anat. Rec.* **105** (1949) 299—324. — Kölliker, A.: Zur Kenntnis des Baues der Lunge des Menschen. *Verh. physik.-med. Ges. Würzburg*, (N. F.) **16** (1881) 1—124. — Leblond, C. P. and F. D. Bertalanffy: Reticulin membranes as the framework of alveolar lung tissue in the albino rat. *Canadian Med. Assoc. J.* **65** (1951) 263—264. — Loosli, C. G., W. E. Adams and T. M. Thornton jr.: The histology of the dogs lung following experimental collapse. *Anat. Rec.* **105** (1949) 697—722. — Low, F. N.: Electron microscopy of the rat lung. *Anat. Rec.* **113** (1952) 437—450. — Ders.: The pulmonary alveolar epithelium of laboratory

mammals and man. *Anat. Rec.* **117** (1953) 241—264. — Maximow, A. A. and W. Bloom: *Textbook of Histology*. 6th ed., Philadelphia 1953, Chapter 27. — Miller, W. S.: *The lung*. C. C. Thomas, Springfield, II 1, 2nd ed., S. 39—73, 1947. — Plenck, H.: Über argyrophile Fasern (Gitterfasern) und ihre Bildungszellen. *Erg. Anat., Abt. III*, **27** (1927) 302—412. — Policard, A.: *Précis d'histologie physiologique*. 5. Ausg., G. Doin et Cie Editeurs, Paris 1950. — Potter, E. L. and C. G. Loosli: Prenatal development of the human lung. *Amer. J. Dis. Childr.* **82** (1951) 226—228. — Seemann, G.: *Histobiologie der Lungenalveole*. G. Fischer Verlag, Jena 1931. — Shimai, K., and K. Tamaru: A contribution to the histological study of the alveoli of human lung. *Okajimas Fol. anat. jap.* **23** (1951) 351—355. — Short, R. H. D.: Alveolar epithelium in relation to growth of the lung. *Philosophic. Trans. Roy. Soc. Lond., Ser. B* 235, **622** (1930) 35—86. — Swigart, R. H. and D. J. Kane: Electron microscopy observations of pulmonary alveoli. *Anat. Rec.* **118** (1954) 57—72.

Dr. med. H.-J. Clemens, Anat. Inst. der Freien Universität Berlin, Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 15

*Aus dem Anatomischen Institut der Johannes-Gutenberg-Universität in Mainz
(Direktor: Prof. Dr. med. Dr. phil. nat. Dr. med. h. c. A. Dabelow)*

Die Anheftungsweise der Muskeln an den Kehlkopfknorpeln¹⁾

Von

Wolfgang Hoefke

Mit 10 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 4. Juni 1954)

Inhaltsverzeichnis

I.	Einleitung und Fragestellung.	493
II.	Material und Methodik	497
III.	Befunde	497
	1. Die Struktur des Knorpels	497
	2. Die Struktur des Perichondriums	500
	3. Faserverbindungen zwischen Perichondrium und Knorpel	502
	4. Die Anheftungsweise der Muskulatur	503
	5. Das Verhalten des Bindegewebes zu Perichondrium und Knorpel	508
IV.	Besprechung	510
V.	Ergebnisse	516
VI.	Zusammenfassung	518
VII.	Literaturverzeichnis	518

Einleitung und Fragestellung

Über die Art der Anheftung des Muskels am Knorpel findet man in der Literatur keine eindeutigen Angaben. Die Verhältnisse des Muskelansatzes am Knochen dagegen sind recht genau untersucht. Darüber hat unter anderen Weidenreich (1922) zusammenfassend gesagt: „Wo der Muskel mit dem Knochen selbst

¹⁾ Ausgeführt mit Unterstützung der Mainzer Akademie der Wissenschaften und der Literatur.

in Verbindung tritt, geschieht das in zweierlei Form, entweder durch Vermittlung des Periostes oder durch direktes Einstrahlen der Sehne in die Knochensubstanz.“ Übertragen auf den Knorpel stehen sich auch hier zwei Möglichkeiten gegenüber: einmal eine direkte Verankerung der Muskeln im Knorpel, zum anderen eine Anheftung am Perichondrium. In der älteren Literatur finden wir vor allem die erste Auffassung, daß die Muskeln am Knorpel ansetzen, vertreten. So beschreibt Ranvier (1880), der am foetalen Calcaneusknorpel des Kaninchens den Ansatz der Achillessehne untersuchte, wie die Sehnenfasern sich pinselförmig aufteilen und tief in den Knorpel einstrahlen. Auch Lubosch (1911) spricht sich für einen direkten Ansatz am Knorpel aus, da er im Knorpel der Brustflosse von *Acanthias* enchondrale Fasern gesehen hat, die direkte Fortsetzungen von Sehnen am Perichondrium ansetzender Muskeln darstellen. Desgleichen zeigt derselbe Autor auf Abb. 12 (1927) an der Regio otica bei *Mustelus laevis* innerhalb und außerhalb des Knorpels ansetzende Fibrillen der Muskulatur. Bei der Albinoratte wollen Dawson und Spark (1928) einen direkten Ansatz der Intercostalmuskeln am Rippenknorpel gesehen haben. Braus (1929) schreibt in seinem Lehrbuch, daß die Ansatzzone, in der die Sehnenfasern in den Knorpel übergehen, als parallelfaseriger Knorpel ausgebildet ist. Ebenso fand Schubert (1931) bei Selachiern überwiegend eine unmittelbare Anheftung der Muskulatur am Knorpel. Häggqvist (1931) schließt sich dieser Ansicht an, wenn er schreibt: „Die kollagenen Elemente der Sehnen gehen kontinuierlich in die kollagene Substanz des Knorpels oder Knochens über. Im Innern des Knorpels werden sie allmählich so wie die kollagene Substanz des Knorpels ganz vom Chondrin durchtränkt, das sie maskiert.“ Allerdings beschreibt schon von Kölliker (1850) einen Ansatz des Muskels am Perichondrium, während er andererseits angibt, daß die Sehnen ohne Vermittlung des Periostes bzw. Perichondriums sich mit Knorpel und Knochen verbinden, den Beweis für einen direkten Ansatz am Knorpel bleibt er allerdings schuldig. Sonst nehmen erst Arbeiten neuerer Zeit eine Insertion der Muskeln am Perichondrium an. Niessing (1933) beschreibt bei *Pipa americana* einen kleinen Muskel, der vom Perichondrium des Cricoids entspringt. Lange (1934) kommt bei seinen Untersuchungen am menschlichen Rippenknorpel zu der Feststellung, daß die Fasern der Mm. intercartilaginei und der Ligg. inter-

costalia nicht in den Knorpel einstrahlen. „Auf Querschnitten kann man sehen, daß sich die Sehnenfasern an ihren Insertionsstellen pinselförmig aufteilen, um sich dann im Perichondrium zu verankern.“ Allerdings hält er es doch für wahrscheinlich, daß sich ein Teil der Fasern der oberflächlichen Ringschicht des Knorpels anschließt. Diese Fasern werden beim Ablösen des Knorpels abgerissen. Die meisten Fasern dürften sich wohl im Perichondrium mit der Muskulatur des nächsthöheren bzw. nächsttieferen Intercostalraumes vereinigen. Auch am menschlichen Kehlkopf schließt Bühler (1935) aus präparatorischen Befunden, daß die Muskeln und Bänder am Perichondrium ansetzen, ohne eine direkte Verbindung mit dem Hyalinknorpel zu haben. Auch Leppert (1933, 1935) fand bei Untersuchungen des Schulterblattknorpels, der Trachea und des Kehlkopfes des Pferdes nur einen Ansatz der Muskeln am Perichondrium.

Da im Rahmen dieser Untersuchung Perichondrium und Knorpel an Stellen mit und ohne Muskelansätzen auf Strukturunterschiede verglichen werden, ist es nötig, hier kurz auf die entsprechende Literatur einzugehen. Über das Perichondrium gibt Benninghoff (1922) an, daß es überwiegend kollagene Fibrillen enthält, dessen Bündel sich durchflechten, eng aufgeschlossen sind und tangential zum Knorpel ziehen. Perichondrium und Knorpel sind nicht deutlich gegeneinander abzugrenzen. Nach Weidenreich (1930) besteht das Perichondrium ähnlich wie das Periost der Entwicklungsperiode aus drei Schichten: einer äußeren Adventitia, einer mittleren Fibro-Elastica, während die innere Schicht aus einem engmaschigen faserreichen Geflechtwerk besteht, das knorpelwärts unter Homogenisierung in die Grundsubstanz übergeht, während die in den Maschen liegenden cytoplasmaarmen Zellen zu Knorpelzellen werden. Lange (1934) stellte an Häutchenpräparate des Perichondriums menschlicher Rippenknorpel eine Anordnung der kollagenen Substanz in Schichten unter sich paralleler Fasern fest. Die Fasern der einzelnen Schicht bilden mit der Längsachse des Knorpels einen Winkel von 15° . Die Fasern aufeinanderfolgender Schichten kreuzen sich unter einem Winkel von 30° . Die elastischen Fasern zeigen entweder denselben Verlauf oder sie verlaufen mehr in den Längsachsen der rhombischen Maschen des kollagenen Faserwerks. Auch am menschlichen Kehlkopf sind nach Bühler (1935)

verschiedene sich überkreuzende Systeme kollagener Fasern vorhanden.

Die Verankerung des Perichondriums am Knorpel ist nach Schubert beim Selachier nur sehr gering. Auch Bühler mißt dem histologisch festgestellten kontinuierlichen Übergang der Fasern des Perichondriums in den hyalinen Knorpel hinein keinen mechanischen Wert bei. Benninghoff dagegen fand beim Trachealknorpel eine stärkere Verankerung des Perichondriums an der Konvexseite als an der Konkavseite, was auch Leppert für die Trachea des Pferdes bestätigen konnte. Am Schulterblattknorpel des Pferdes zeigte sich gleichfalls nach Untersuchungen Lepperts eine feste Faserverbindung zwischen Perichondrium und Knorpel. Die gleichmäßig verteilten Bindegewebsfasern dringen mit feinsten Fäserchen in den Knorpel ein. Ebenso beschrieb Henckel (1933) für den sogenannten medialen Knorpelstreifen des Schildknorpels tief in den Knorpel eindringende kollagene Faserbündel des Perichondriums bzw. der Ligg. vocalia. Den ganzen Knorpel durchsetzende Bindegewebsbündel konnte Studnička (1906) in Knorpeln von Petromyzon darstellen.

Auf die umfangreiche Literatur über die Struktur des Hyalinknorpels soll hier nur verwiesen werden, Hansen (1904), Biedermann (1914), Benninghoff (1922, 1925 a, b, c), Petersen (1924), Lubosch (1927), Schaffer (1930) und Bormuth (1933). Für die Anordnung der kollagenen Fasern im Knorpel sind besonders die Arbeiten von Benninghoff, Petersen und Lubosch bedeutsam. Lubosch beschrieb drei Fasersysteme, die den Knorpel quer, schräg und längs durchsetzen sollen. Bormuth unterzieht diese Ergebnisse einer eingehenden Kritik und stellt für den Selachierknorpel fest, daß die Fasern den Knorpel von ventral nach dorsal in S-förmigen Schleifen durchziehen. Die von Lubosch beobachteten Fasersysteme konnte er nicht finden. Mit der Struktur der Kehlkopfknorpel beschäftigte sich schon v. Kölliker (1850). Er beschreibt eine unter dem Perichondrium liegende, 0,1 mm dicke Lage von lamellosem Bau, die abgeplattete, verlängerte Knorpelzellen enthält, die parallel zur Oberfläche stehen. Dann folgt eine etwas schmalere Schicht mit sehr dicht und gehäuft stehenden großen rundlichen Zellen mit granulierten, verdickten Wänden und mehrfachen Tochterzellen. Endlich schließt sich ein ziemlich gleichmäßiges Inneres an, dessen rundliche und längliche Zellen meist zu zweit beisammen stehen, ver-

mehrt Grundsubstanz zwischen sich fassen und mit ihrer Längsachse gewöhnlich in der Richtung der Dicke des Knorpels placiert sind. Einen ähnlichen Schichtenaufbau der Kehlkopfknorpel gibt auch Rheiner (1852) an. Srdínko (1916) fand an Sagittal- und Horizontalschnitten der Kehlkopfknorpel eine Spaltbarkeit in der Horizontalebene in der Richtung von einem Perichondrium zum anderen. Diese Spaltbarkeit nimmt beinahe die ganze Schnittfläche ein, nur unter dem Perichondrium liegen zwei sehr schmale Zonen, deren äußere sich parallel mit der Oberfläche spalten läßt, deren innere dagegen sehr wenig oder gar nicht spaltbar ist.

Aufgabe dieser Arbeit ist die Klärung der Frage nach der tatsächlichen Anheftungsweise der Sehnen am Perichondrium bzw. im Knorpel. Außerdem sollte der funktionelle Zusammenhang der einzelnen Teile geklärt werden. Es wurden Perichondrium und Knorpel an Stellen mit und ohne Muskelansätzen auf Strukturunterschiede verglichen und die einstrahlenden Muskeln untersucht.

Material und Methodik

Als Untersuchungsmaterial dienten menschliche Kehlköpfe aus verschiedenen Lebensaltern (Foeten, Neugeborene, Kinder und Erwachsene). Davon wurden mit dem Gefriermikrotom 150 μ dicke Schnitte hergestellt. Für jede Altersstufe wurde jeweils ein in der Sagittalebene halbiertes Kehlkopf frontal, sagittal und horizontal in Serie geschnitten und mit Azan, Alaunkarmin und Resorcin-Fuchsin (nach Petry) gefärbt. Daneben dienten ungefärbte Schnitte der polarisationsoptischen Untersuchung. Die Mikrophotogramme wurden ausnahmslos von 150 μ dicken Gefrierschnitten angefertigt.

Befunde

Betrachtet man zunächst den Aufbau des Knorpels, so fällt am azangefärbten Präparat eine deutliche Gliederung in Territorien und Interterritorialsubstanz auf (Abb. 1). Auf den histologischen Feinbau soll hier nicht näher eingegangen werden. Insbesondere wurde die Faseranordnung polarisationsoptisch ermittelt. Im polarisierten Licht kann man die kollagenen Fasern, die sonst maskiert in der Grundsubstanz verlaufen, beobachten und ihre Hauptverlaufsrichtungen feststellen. Unter dem Perichondrium zeigen die Fibrillenbündel in Form eines flachmaschigen Gitters eine randparallele Anordnung. In der darunterliegenden Übergangs-

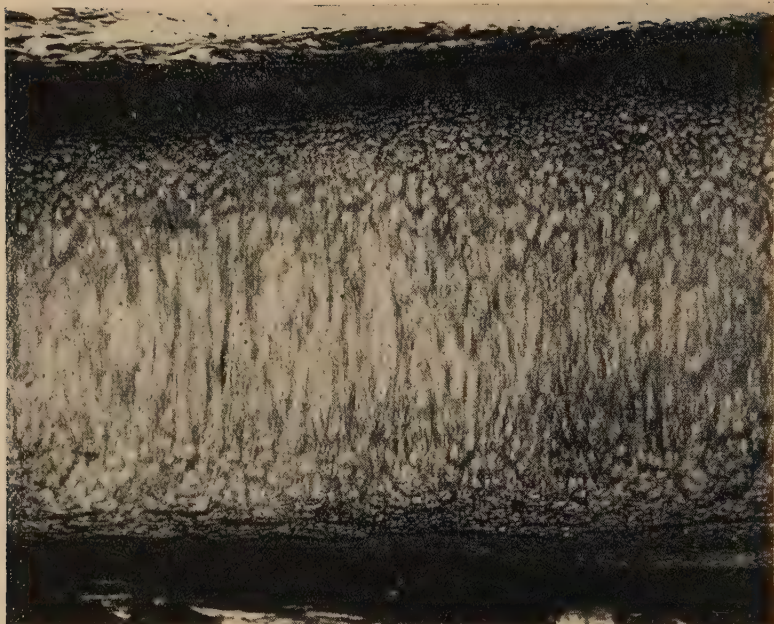


Abb. 1. Horizontalschnitt durch den Schildknorpel eines sieben Monate alten Kindes. Deutliche Gliederung des Knorpels in Territorien und Interterritorialsubstanz. (Azan; Vergr. 56 : 1)

zone biegen die sich überkreuzenden Fibrillenzüge in die mittlere Schicht ein, die sie mit der Hauptmasse ihrer Fasern etwa senkrecht zur Oberfläche durchsetzen, um dann in einer schmäleren Übergangszone an der Innenseite wieder in die randparallele Faserung einzustrahlen. Die Hauptmasse der Fasern durchsetzt den Mittelteil des Knorpels etwa senkrecht. Dabei kann man zwei nur um wenige Winkelgrade von der Senkrechten abweichende Hauptverlaufsrichtungen unterscheiden. Die von beiden Seiten kommenden Fasern überkreuzen sich zwar schon in den Übergangszonen. Darüber hinaus zeigen die beiden angeführten „Systeme“ aber noch mannigfache Überkreuzungen in den mittleren Knorpelpartien. Neben diesen, die Hauptmasse der Fasern ausmachenden Verlaufsrichtungen, findet man in geringerer Anzahl den Knorpel flacher durchsetzende Fasern. Der Verlauf einzelner Fibrillen ließ sich an dicken Schnitten nicht ermitteln. Es handelt sich bei den hier beschriebenen Faserverläufen immer um Fibrillenbündel, wobei die Einzelfibrillen dieser Faserzüge keineswegs den ganzen Knorpel durchsetzen. Es genügt vielmehr, daß die Übergänge von einer Faser zur anderen nicht alle in der gleichen Höhe liegen.

Die Hauptverlaufsrichtung eines einzelnen Faserzuges kann vielleicht am einfachsten und anschaulichsten im Anschluß an Bornmuth mit einer etwa S-förmigen Schleife verglichen werden. Demnach findet man eine Anordnung der kollagenen Fasern hauptsächlich in Form steilerer, dagegen nur in der Minderzahl flacherer „S-förmiger Schleifen“ (Abb. 2).

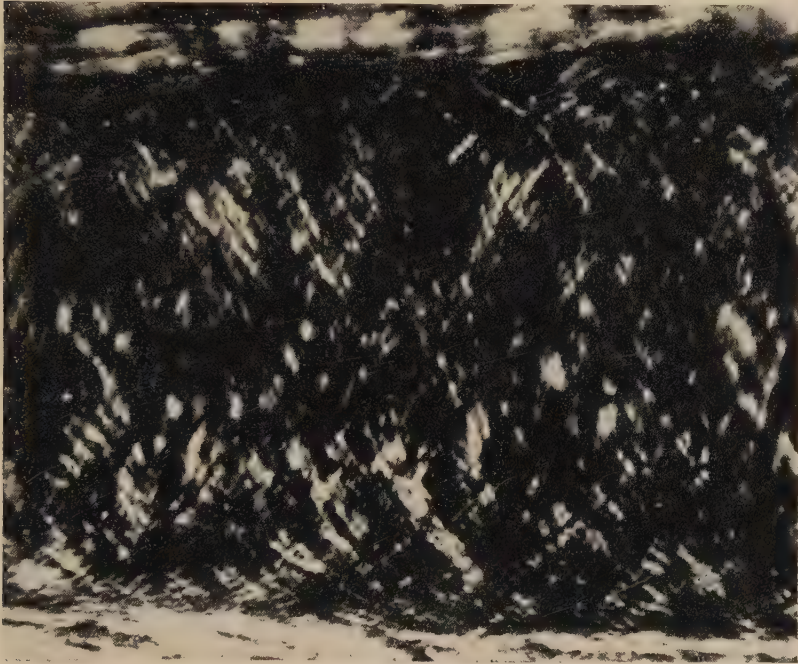


Abb. 2. Horizontalschnitt durch den Schildknorpel eines sieben Monate alten Kindes. Polarisirtes Licht. Längsachse des Schnittes parallel der Querachse des Fadenkreuzes im Okular. Es kommen besonders deutlich die Faserüberkreuzungen in den Übergangszonen zur Darstellung. In den mittleren Knorpelpartien stellen sich die schwächer ausgebildeten schräg verlaufenden Faserzüge dar.
Ungefärbtes Präparat; (Vergr. 92: 1)

Unter den verschiedenen Azimuten leuchten im polarisierten Licht bald die randparallelen und die etwa senkrecht dazu verlaufenden mittleren Faserungen auf, bald erscheinen die sich überkreuzenden Partien der Übergangszonen.

Über das Verhalten der kollagenen Fasern zu den Territorien kann folgendes ausgesagt werden. Während ihres Verlaufes umziehen die Fibrillenbündel auch die einzelnen Territorien, um die sie jedoch keine besonderen Eigenwicklungen bilden.

Bei der Betrachtung der Kehlkopfknorpel verschiedener Alters-

stufen fällt auf, daß die oben beschriebene Gliederung in Territorien und Interterritorialsubstanz schon beim sieben Monate alten Foeten ausgebildet ist. Allerdings sind die Polarisationserscheinungen noch schwach, weil nur wenige kollagene Fibrillen vorhanden sind. Im Laufe des Lebens werden die Interterritorialzüge dichter, ihre Zahl nimmt zu und dementsprechend zeigen sich stärkere Polarisationserscheinungen. Dies spricht für eine Zunahme der Fasern. Degenerationserscheinungen finden sich schon im Schildknorpel des sieben Monate alten Kindes in Form der Asbestfaserung, die hauptsächlich in den mittleren Teilen des Knorpels auftritt. Die maskierten Fibrillen des Knorpels werden durch Demaskierung der Knorpelgrundsubstanz wieder sichtbar. Man erkennt dicke anscheinend gebündelte Fibrillenzüge, die sich an den Randzonen der Asbestfaserung aneinanderlagern und zwischen den Territorien, wo sie wieder maskiert sind, in der Interterritorialsubstanz weiterlaufen. Die Fasern verlaufen etwa senkrecht zur Oberfläche, umfassen die einzelnen Territorien, jedoch lassen sich um diese keine besondere Eigenwicklungen erkennen. Der im Polarisationsbild ermittelte Faserverlauf stimmt mit den hier sichtbaren Verlaufsrichtungen überein. Der Aufbau des Knorpels an Stellen des Muskelansatzes ist der gleiche wie an muskelfreien Bezirken. Dieser Befund spricht entweder dafür, daß sich die Muskeln tatsächlich nur am Perichondrium anheften, oder dafür, daß die auf den Knorpel einwirkenden Kräfte der Muskeln nicht groß genug sind, um eine besondere Struktur auszubilden.

Die Struktur des Perichondriums betrachtet man am besten an einem Horizontalschnitt durch den Schildknorpel. Abgesehen von der Adventitia findet sich an der Konkavseite eine Anordnung der kollagenen Fasern in fünf Schichten. Man erkennt (Abb. 3) drei der Längsachse des Schnittes etwa parallel verlaufende Faserzüge, zwischen denen zwei dazu etwa senkrecht verlaufende, im Schnitt also quer getroffene, zu sehen sind. An der Konvexseite findet man ein dickeres Perichondrium, das hier sieben Schichten erkennen läßt. Einzelne Fasern der längsverlaufenden Schichten biegen in die nächsttiefere ab, von der wiederum Fasern in die Tiefe treten und sich der Faserung des Knorpels anschließen, von der die aus dem Perichondrium stammenden Fasern nicht mehr zu unterscheiden sind. Besonders deutlich kommen diese Verhältnisse im polarisierten Licht zutage. Im Sagit-

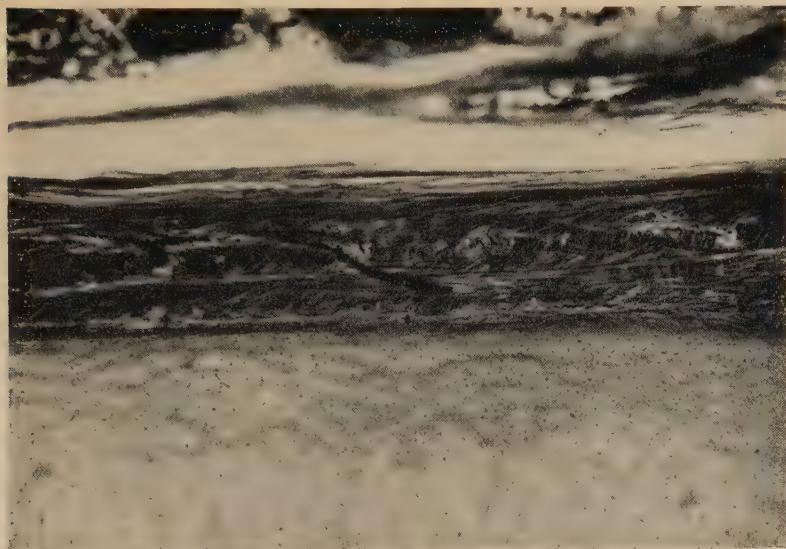


Abb. 3. Perichondrium an der Innenseite desselben Präparates wie Abb. 1. Drei längsverlaufende Faserzüge mit dazwischen schräg bzw. senkrecht verlaufenden Bündeln stellen sich dar. (Azan; Vergr. 56:1)

talschnitt findet sich ein ähnliches Verhalten. Wir finden also zwei große sich unter einem Winkel von etwa 90° kreuzende Faserverlaufsrichtungen, die eine Scherengitteranordnung zeigen, wie besonders am Flachschnitt zu sehen ist. Aus diesem Gitter treten überall Fasern in die Tiefe und strahlen in die Knorpelstruktur ein. Im Flachschnitt fällt außerdem auf, daß die beiden Hauptverlaufsrichtungen der Fasern, wie sie am Horizontal- und Sagittalschnitt zu sehen sind, jede für sich auch eine Gitterstruktur zeigen (Abb. 4). Die Fasern des einen „Systems“ kreuzen sich unter flachen Winkeln von $15\text{--}20^\circ$, die des anderen unter Winkeln von $40\text{--}50^\circ$. Die Besonderheiten des Perichondriumaufbaus an den einzelnen Kehlkopfknorpeln sollen hier nicht näher beschrieben werden. Die Anordnung der elastischen Substanz folgt im wesentlichen der der kollagenen Fasern. Im übrigen aber ist die elastische Faserung abhängig von dem Vorkommen elastischer Elemente der Umgebung. An der Außenseite des Schildknorpels z. B. finden sich nur wenig elastische Fasern, die sich nur bis in die obersten Perichondriumschichten verfolgen lassen. Demgegenüber ist an der Innenseite ein dichtes elastisches Netz über dem Perichondrium zu sehen, das Perichondrium selbst wird viel inniger

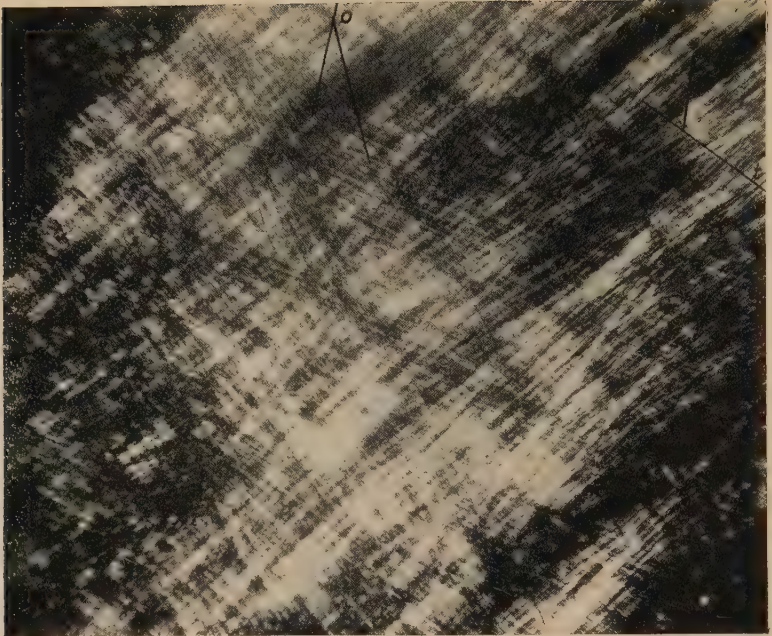


Abb. 4. Perichondrium von der Außenseite eines Schildknorpels im Flachschnitt. Polarisiertes Licht. Anordnung der kollagenen Fasern in verschiedenen Schichten. Die Fasern des tieferen Systems (t) überkreuzen sich unter Winkeln von $15-20^\circ$, die des oberflächlicher gelegenen (o) unter Winkeln von $40-50^\circ$. (Ungefärbtes Präparat; Vergr. $56:1$)

durchflochten, und man kann die elastischen Fasern bis an die Knorpelgrenze verfolgen. Es zeigt sich also sowohl für die kollagenen wie für die elastischen Fasern eine Scherengitteranordnung.

Perichondrium und Knorpel sind an allen Kehlkopfknorpeln durch kollagene Fasern miteinander verbunden. Die Fasern ziehen aus der Perichondralstruktur bogenförmig in den Knorpel hinein, wo sie als Knorpelfibrillen maskiert werden und deshalb im allgemeinen als besondere Fasersysteme nicht weiter verfolgt werden können. Eine Grenze zwischen Perichondrium und subperichondralen Bereichen ist nicht überall deutlich zu ziehen. Die Verbindung von Perichondrium und Knorpel ist bei einem gebogenen Knorpel (z. B. Schildknorpel) meist an der Konvexseite fester als an der Konkavseite. Dafür sprechen einmal das breitere Perichondrium wie auch die breitere Übergangszone. Zum anderen gelingt es nicht, das Perichondrium an der Konvexseite in einem Stück abzureißen. An der Konkavseite, wo im allgemeinen

die Anheftung schwächer ausgebildet ist, läßt sich das Perichondrium leichter ablösen. Dagegen sind an mechanisch besonders gefährdeten Stellen, wie stärkeren Abknickungen, die Perichondriumfasern an der Innenseite fester verankert. An den Laminae laterales des Schildknorpels findet sich solch stärkerer Knick und dementsprechend eine feste Verbindung zwischen Perichondrium und Knorpel. Die einstrahlenden Perichondriumfasern sind hier im Knorpel im Gegensatz zu allen anderen beobachteten Stellen weniger maskiert als die Knorpelfasern. Sie zeigen im polarisierten Licht eine stärkere Lichtbrechung und lassen sich deshalb von den eigentlichen Knorpelfibrillen gut unterscheiden. Im Horizontalschnitt bildet diese Abknickung einen stumpfen Winkel, von dessen beiden Schenkeln die Perichondriumfasern in den Knorpel einstrahlen, und sich hier bis an die äußere Übergangszone verfolgen lassen. Die Fasern biegen unter verschiedenen steilen Winkeln (von 90—150°) aus ihrer Verlaufsrichtung im Perichondrium um und senken sich in den Knorpel ein, wo sie mit den Knorpelfibrillen in der Interterritorialschubstanz weiterverlaufen. Dabei durchsetzen sie den Knorpel schräg und die von beiden Schenkeln kommenden Faserzüge überkreuzen sich (Abb. 5). Die elastischen Fasern des Perichondriums zeigen an dieser Stelle ein ähnliches Verhalten wie die kollagenen Elemente. Sie ziehen teilweise ebenso in den Knorpel hinein, allerdings sind sie in der subperichondralen Zone nur noch in geringem Ausmaße zu sehen. Im Innern des Knorpels sind färberisch keine elastischen Fasern mehr darstellbar. Die hier geschilderten Verhältnisse fanden sich durchgehend bei Knorpeln verschiedener Altersstufen.

Zusammenfassend kann man sagen: Knorpel und Perichondrium sind an allen Kehlkopfknorpeln durch Fasern mehr oder minder fest miteinander verbunden. Es besteht ein fließender Übergang zwischen Perichondrium und Knorpel. Die Fasersysteme des Perichondriums und des Knorpels gehen so ineinander über, daß beide zusammen als eine Einheit anzusehen sind.

Bei der Untersuchung der Art des Muskelansatzes wurde von Präparaten foetaler Kehlköpfe ausgegangen. Der foetale Kehlkopfknorpel zeigt im Vergleich mit dem des Erwachsenen eine viel geringere Ausbildung der kollagenen Knorpelfibrillen und dadurch wesentlich übersichtlichere Strukturverhältnisse.

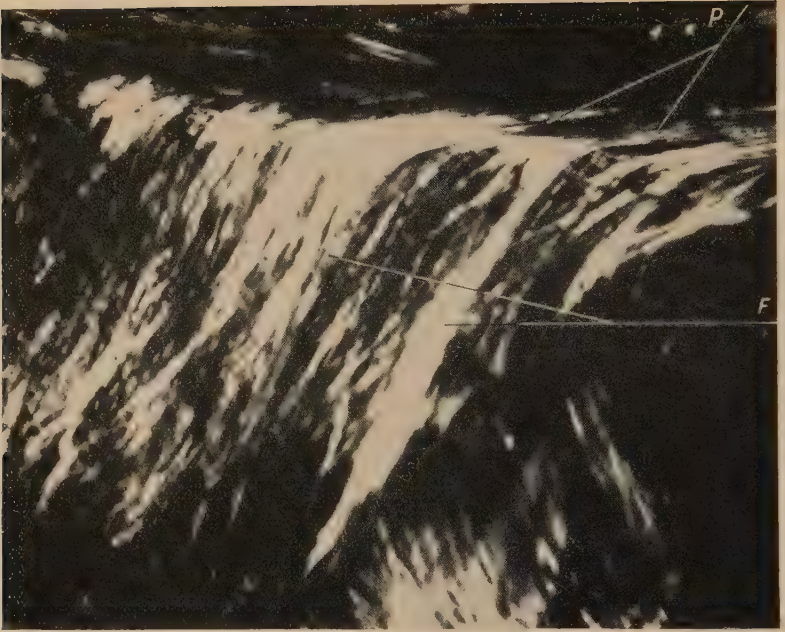


Abb. 5. Horizontalschnitt durch den Schildknorpel eines sieben Monate alten Kindes. Polarisiertes Licht. Aus dem Perichondrium (P) in die Knorpelgrundsubstanz einstrahlende kollagene Faserzüge (F). (Ungefärbtes Präparat; Vergr. 92 : 1)

Es fiel beim Vergleich von Gegenden, an denen Muskeln inserieren, mit muskelansatzfreien Knorpelpartien auf, daß sich die Anordnung der Knorpelfibrillen in keiner Weise ändert. Vielmehr fand sich die schon oben beschriebene allgemein vorkommende Anordnung der Fasern auch an den Stellen, an welchen Muskeln inserieren. Demnach bildet der Knorpel keine besonderen Fasersysteme aus, die mit den ansetzenden Muskeln in Beziehung zu bringen wären. Es bestünde aber noch die Möglichkeit, daß erst durch die einsetzende Funktion der Muskeln sich eine entsprechende Struktur im Knorpel ausbildet. Die in dieser Hinsicht untersuchten Laryngealknorpel von Kindern und Erwachsenen zeigen, daß auch hier keine besonderen Fasersysteme im Knorpel vorhanden sind. Dieser Befund kann dafür sprechen, daß die Zugkräfte der inserierenden Muskeln am Knorpel so klein sind, daß der Knorpel diesen schwachen Zug über die vorhandenen Zugtrajektorien aufnehmen kann.

Andererseits ist schon beim Foetus die Verbindung der Muskulatur mit dem Perichondrium deutlich erkennbar, während der

noch relativ faserarme Knorpel keine direkte Faserverbindung mit dem Muskel erkennen läßt. Im polarisierten Licht lassen sich die Ansatzfasern der Muskeln bis ins Perichondrium hinein verfolgen (Abb. 6). Vergleicht man das Perichondrium an der Insertionsstelle eines Muskels mit dem eines muskelfreien Bezirkes, so zeigt sich keine wesentlich andere Anordnung der Fasersysteme.

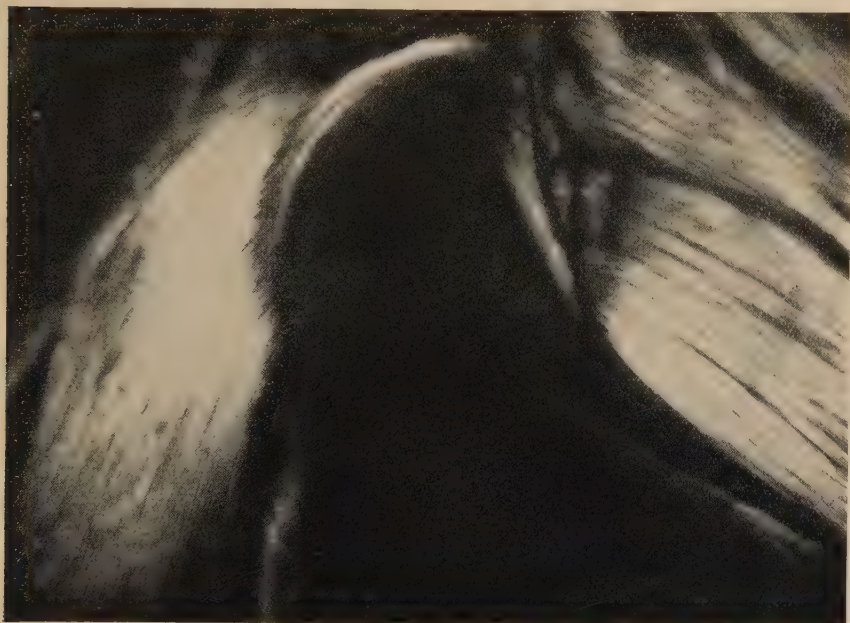


Abb. 6. Sagittalschnitt durch Ring- und Gießbeckenknorpel eines Neugeborenen. Polarisiertes Licht. Muskelansätze am Perichondrium. Die Grundsubstanz des Knorpels ist noch sehr faserarm und erscheint deshalb dunkel. (Ungefärbtes Präparat; Vergr. 20:1)

Vergleicht man die einzelnen inserierenden Muskeln miteinander, so fällt auf, daß ihre Ansatzfasern unter verschiedenen Winkeln ihre Insertionsfläche erreichen. Man kann deshalb senkrecht, schräg und flach ansetzende Muskeln unterscheiden. Es fragt sich nun, wie sich die Ansatzfasern verhalten und ob sich verschiedene Ansatzweisen für die unter verschiedenen Winkeln ansetzenden Muskeln zeigen. Betrachtet man schräg am Muskel ansetzende Muskelbündel (Abb. 7), so kann man folgendes erkennen: Die Ansatzfasern durchsetzen in ihrer ursprünglichen Verlaufsrichtung das Perichondrium bis in tiefere Schichten. Dort biegen die Fasern aus ihrer Verlaufsrichtung um einen Winkel

von $130\text{--}145^\circ$ ab. Eine Weiterverfolgung dieser Fasern gelingt nicht, da sie sich wegen ihres gleichen färberischen und polarisationsoptischen Verhaltens nicht sicher von der Perichondriumfaserung unterscheiden lassen und nun wahrscheinlich parallel zu den Faserzügen des Perichondriums weiterziehen. Auch die flach oder senkrecht ansetzenden Muskeln zeigen das gleiche Verhalten bei ihrem Ansatz am Perichondrium wie die schräg inserierenden Muskelbündel. Es heften sich also alle untersuchten Muskeln an den Kehlkopfknorpeln in gleicher Weise an.

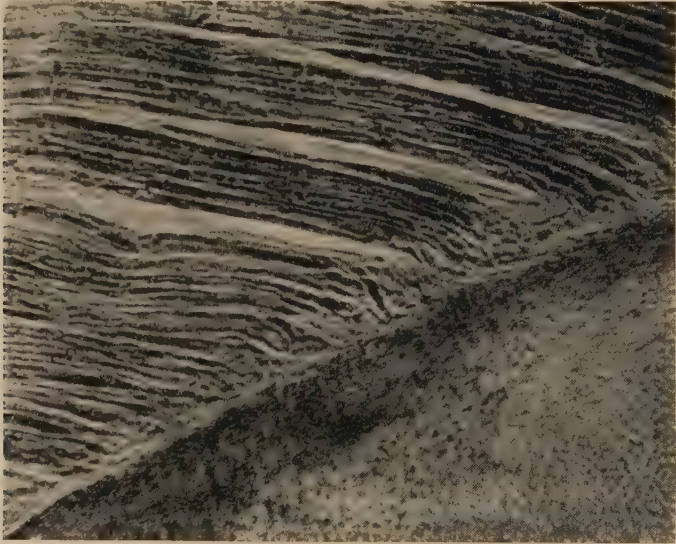


Abb. 7. Sagittalschnitt durch den Kehlkopf eines Neugeborenen im polarisierten Licht mit Glimmer $\frac{1}{4}\lambda$. Schräg am Knorpel ansetzender Muskel. Die ansetzenden Faserzüge biegen in tieferen Perichondriumschichten aus ihrer Verlaufsrichtung ab und schließen sich den Fasern des Perichondriums an, von denen sie sich letzten Endes weder färberisch noch polarisationsoptisch unterscheiden lassen.
(Ungefärbtes Präp.; Vergr. 92:1)

Am Flachschnitt durch das Perichondrium an der Stelle einer Muskelinsertion sieht man besonders deutlich die fächerförmige Aufspaltung der einzelnen Ansatzfasern des Muskels (Abb. 8). Diese Fasern schließen sich dann den einzelnen Perichondriumfaserzügen an und verlaufen wahrscheinlich mit diesen weiter. Eine scharfe Trennung zwischen Sehnenfasern und kollagenen Perichondriumfasern ist auf Grund ihrer gleichen Natur nicht möglich, da sie sich selbstverständlich polarisationsoptisch und färberisch völlig gleichartig verhalten.

Als Beispiel zweier in entgegengesetzter Richtung ziehender, aber am selben Perichondriumbezirk ansetzender Muskeln seien die Ansatzverhältnisse der *Mm. cricoarytaenoidei dorsales* geschildert. Schon beim Foetus sind die Verhältnisse deutlich erkennbar (Abb. 9). Man sieht auch hier wieder die fächerförmige Aufteilung der Ansatzfasern im Perichondrium. Die medial ansetzenden Muskelbündel zeigen jedoch ein davon abweichendes Verhalten. Ein Teil der Fasern überkreuzt im Perichondrium die von der anderen Seite kommenden und zieht zur anderen

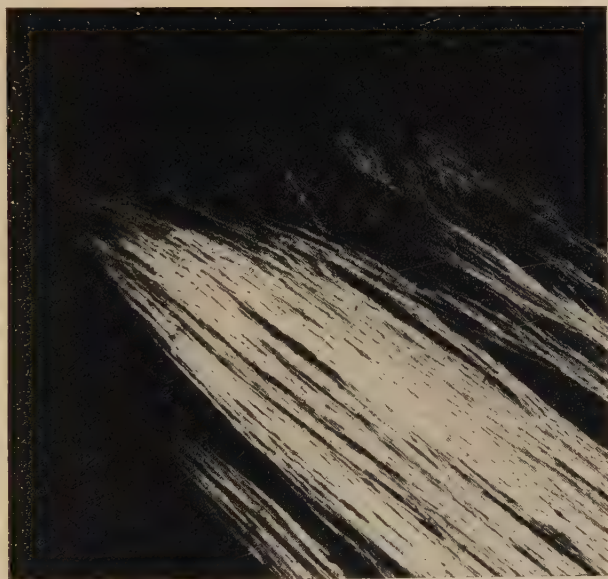


Abb. 8. Flachschnitt durch den Ringknorpel eines sieben Monate alten Foeten. Polarisiertes Licht. Ins Perichondrium einstrahlende Faserzüge, die sich dabei pinselförmig aufspalten.
(Ungefärbtes Präparat; Vergr. 56 : 1)

Seite hinüber. Außerdem fällt bei Serienschnittuntersuchung auf, wie oft schon von Schnitt zu Schnitt sich die Einstrahlungsrichtung der Endfasern der einzelnen Muskelbündel des gleichen Muskels ändert. Ganz allgemein sind die ansetzenden Muskelbündel so miteinander verzahnt, daß sie bei Kontraktion nicht gegeneinander abscheren können.

Über die einzelnen Ansatzfasern, die sich pinselförmig aufteilen und deren einzelne Fäserchen Anschluß an Perichondriumfasern gewinnen, wird der Zug auf ein so großes Feld verteilt, daß es nicht nötig ist, besondere Faserstrukturen im Perichondrium für

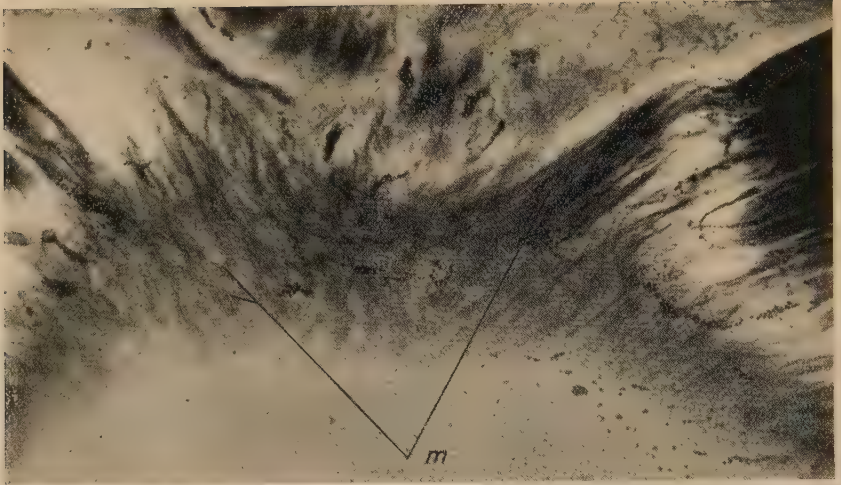


Abb. 9. Horizontalschnitt durch den Ringknorpel eines sieben Monate alten Foeten. Ansatz der Mm. cricoarytaenoidei dorsales. Die Ansatzfasern der Muskeln zeigen eine pinselförmige Aufteilung im Perichondrium. Die Fasern der medial ansetzenden Muskelbündel (m) überkreuzen sich und ziehen im Perichondrium auf die andere Seite. {Azan; Vergr. 92: 1}

den Zug der Muskeln auszubilden. Über die Faserverbindung zwischen Perichondrium und Knorpel wird die einwirkende Kraft auch auf den Knorpel übertragen. Man kann also die Faserverbindung zwischen Muskel-Perichondrium und Perichondrium-Knorpel zu einem funktionellen System zusammenfassen. Der Zug eines Muskelbündels wird dabei über die einzelnen Fasern des Perichondriums bis in den Knorpel weitergeleitet. Durch diese weite Aufteilung wird die einwirkende Kraft so verringert, daß im Knorpel die Ausbildung besonderer Fasersysteme nicht mehr notwendig ist.

Der Knorpel zeigt über das Perichondrium auch einen Zusammenhang mit dem umgebenden Bindegewebe. Besonders deutlich läßt sich dieses Verhalten an Präparaten foetaler Kehlköpfe erkennen, weil wegen der geringeren Anzahl der Fasern deren Anordnung hier noch übersichtlicher als beim Erwachsenen ist. Die einzelnen kollagenen Fasern des lockeren Bindegewebes der Knorpelumgebung strahlen in das Perichondrium ein und verbinden sich mit ihm (Abb. 10). Dabei zeigen die Fasern, wie auf Abb. 10 erkenntlich, eine bestimmte Ausrichtung, die aber im einzelnen noch näher untersucht werden muß. Es scheint so, als wäre das Bindegewebe durch den wachsenden Knorpel an dessen Rändern zusammengeschoben, und als bilde es mit seinen Fasern

das Perichondrium. Aber nicht nur beim Foeten, sondern durchgehend für alle Lebensalter zeigt sich die deutliche Verbindung des Bindegewebes der Knorpelumgebung mit dem Perichondrium. Daneben finden sich aber auch in die Knorpelgrundsubstanz durchlaufende Bindegewebsfaserzüge. Am sogenannten medialen Knorpelstreifen des Schildknorpels sieht man besonders an Horizontalschnitten, wie die Fasern des Lig. vocale tief in die



Abb. 10. Sagittalschnitt durch den Kehlkopf eines sieben Monate alten Foeten. Ins Perichondrium einstrahlende Fasern des lockeren Bindegewebes der Knorpelumgebung. (Azan; Vergr. 56:1)

Knorpelsubstanz eindringen und dort endigen. Es kommen hier also zwei Arten der Faserverbindung zwischen Bindegewebe und Knorpel vor. 1. Das allgemein verbreitete Verhalten: Die Fasern schließen sich an das Perichondrium an und werden in dessen Fasernordnung eingebaut. Es zeigt sich hier die gleiche Art der Verbindung, wie sie oben für Muskeln und Perichondrium dargestellt wurde. 2. Es gibt besondere Faserzüge, wie die Lig. vocalia, die mechanisch stärker beansprucht werden und deshalb einer besonders festen Verankerung bedürfen. Sie lassen sich durch das Perichondrium hindurch bis in die Knorpelgrundsubstanz hinein verfolgen, wo sie mit den interterritorial gelegenen Knorpelfibrillen gemeinsam verlaufen.

Besprechung

An den Kehlkopfknorpeln zeigt sich am gefärbten Präparat eine deutliche Gliederung in Territorien und Interterritorialsubstanz, die mit den Befunden Benninghoffs am Trachealknorpel weitgehend übereinstimmt. Ausgehend von den Ergebnissen früherer Autoren hielt Benninghoff die Territorien und die in den Interterritorialräumen verlaufenden kollagenen Fibrillen für die wichtigsten Bauelemente des hyalinen Knorpels. In gleicher Weise gilt dies für die Kehlkopfknorpel. Die Fasern stellen das zugfesteste Element im Knorpel dar, während das um die Zellen und zwischen den Fasern angeordnete Chondromucoid das druckelastische Element repräsentiert (vgl. W. J. Schmidt, 1952). Die in den hyalinen Kehlkopfknorpeln ermittelten Faserverläufe zeigen Übereinstimmung mit den Spaltlinienbefunden Srdínkos am menschlichen Kehlkopf. Srdínko hat die Faseranordnung an Schnittpräparaten des Schild- und Ringknorpels mit der von Hultkrantz am Gelenkknorpel angewandten Langerschen Spaltlinienmethode ermittelt. Die Befunde seien hier nochmals aufgeführt. Er fand an Horizontal- und Sagittalschnitten eine deutliche Spaltbarkeit. Die Spalten waren von einem Perichondrium zum anderen gerichtet und zogen quer durch den größten Teil des Schnittes. Nur unter dem Perichondrium liegen auf jeder Seite zwei schmale Zonen, die eine davon abweichende Spaltbarkeit zeigen. Die äußere läßt sich parallel mit dem Perichondrium spalten, während die innere kaum oder gar nicht spaltbar ist. Die Spalten liegen in Richtung der hauptsächlichsten Faserverläufe, wie Leppert an Schnitten, die mit der Ahle gespalten waren, mikroskopisch nachweisen konnte. Es ergibt sich daraus dieselbe Faseranordnung, wie sie hier polarisationsoptisch ermittelt wurde. In der Übergangszone fand Srdínko keine Spaltbarkeit. Dieser Befund ist wohl folgendermaßen zu erklären: Da sich die von beiden Seiten kommenden Fasern in dieser Zone überkreuzen, ist auch keine vorherrschende Fibrillenverlaufsrichtung vorhanden, die eine Spaltbarkeit ermöglicht. Während Benninghoff (1922) in seiner Beschreibung des Luftröhrenknorpels nur die senkrecht den Knorpel durchsetzenden Faserungen betonte, kam Bormuth bei Selachiern zu anderen Ergebnissen. Er konnte am unverkalkten Knorpel nur eine Anordnung der Fasern im Vergleich zum Kehlkopfknorpel in flachen S-förmigen Schleifen finden. Es resultiert daraus, daß es keine

für den Hyalinknorpel aller Wirbeltiere einheitliche Anordnung der Fasern gibt.

Danach muß auch die Meinung Luboschs, der die von ihm bei niederen Wirbeltieren gefundene Faseranordnung auf den Wirbeltierknorpel schlechthin übertrug, in Übereinstimmung mit Bormuth abgelehnt werden. Ja selbst in ein und demselben Knorpel finden sich je nach der Beanspruchung verschiedene Faserzüge ausgebildet, wie dies Leppert an der Trachea des Pferdes nachweisen konnte. Er beobachtete in den ventralen Partien mehr senkrecht den Knorpel durchsetzende Faserschleifen, im dorsalen Teile dagegen fanden sich nur flachere S-förmige Faserzüge. Am Schildknorpel des Menschen sind sowohl steilere als auch flachere Faserschleifen zu erkennen. An stärkeren Knikken des Schildknorpels durchsetzen die Fasern den Knorpel in der Hauptsache schräg, und die einzelnen Faserzüge lassen sich mit flachen S-förmigen Schleifen vergleichen. Im allgemeinen herrschen jedoch die steileren Faserzüge vor.

Das später von Benninghoff (1925) für den perichondriumbedeckten Knorpel entwickelte Faserwicklungsschema geht von einer säulenartigen Anordnung der Chondrone aus, die von einer Faserlage umspinnen werden und eine sogenannte Einerpackung bilden. Zwei solcher Einerpackungen werden wieder von Fasern umspinnen und so zur Zweierpackung vereinigt (usw.). Schließlich umzieht eine letzte Faserlage den ganzen Knorpel. Benninghoff betont in diesem System nur die senkrecht den Knorpel durchziehenden Fasern. Für die hier untersuchten Kehlkopfknorpel ergibt sich eine andere Anordnung der Faserzüge. Die kollagenen Fasern durchziehen den Knorpel mehr schleifenförmig und zeigen dabei besonders im Mittelteil des Knorpels so mannigfache Faserüberkreuzungen, daß die Faserwicklungen Benninghoffs nicht in der von ihm behaupteten Ausschließlichkeit bestehen können.

Das von Lubosch (1927) aufgestellte Fasersystem trifft für den menschlichen Kehlkopfknorpel nicht zu. Es fanden sich weder den ganzen Knorpel durchziehende quere oder schräge noch längsverlaufende Faserzüge, wie sie Lubosch in seinem Schema darstellt. Ja, selbst in Luboschs eigenen Abbildungen sind die von ihm beschriebenen Faserzüge nirgends durchlaufend zu erkennen. Auf seinen Abb. 11a und b sind schräges und queres Fasersystem nur in den mittleren Knorpelpartien erkennbar. Auch

die längsverlaufende Faserung ist auf seiner Abb. 11 b nur unten und oben unter dem Perichondrium sichtbar. Diese Bilder stimmen mit den an menschlichen Laryngealknorpeln vorkommenden Faseranordnungen insoweit überein, als auch hier nur beiderseits unter dem Perichondrium die randparallele Faserung, also das sogenannte Längsfasersystem Luboschs zu sehen ist. In den Mittelpartien, welche die Fasern sowohl quer als auch schräg durchsetzen, kann man das sogenannte Quer- und Schrägsystem erkennen. Es finden sich aber nirgends die von Lubosch im Schema abgebildeten durchgehenden Faserungen seines Systems. Gleichfalls hat Bormuth (1933) diese Fasersysteme für den Selachierknorpel nach eingehenden polarisationsoptischen Untersuchungen abgelehnt. Wie schon oben angeführt, sind die beschriebenen Faserzüge nur an Horizontal- und Sagittalschnitten zu erkennen. Ganz anders ist das Verhalten des Frontalschnittes. Hier bleibt im polarisierten Licht der Schnitt im Vergleich mit den in den beiden anderen Ebenen geschnittenen Präparaten dunkel. Allerdings leuchten einzelne Fasern noch schwach auf. Dies ist so zu erklären, daß im Schnitt nicht alle Fasern genau senkrecht zu ihrer Verlaufsrichtung getroffen wurden und deshalb noch schwache Polarisationserscheinungen zeigen. Dieses verschiedene Verhalten der Frontalschnitte einerseits und der Horizontal- und Sagittalschnitte andererseits spricht gegen die Auffassung Luboschs, daß es gleichgültig sei, wie ein Knorpel geschnitten werde. In allen Schnittebenen sollen sich danach die gleichen Fasersysteme darstellen, da ja die Fasersysteme den Knorpel gleichmäßig durchsetzen. Bormuth lehnte auf Grund seiner Befunde diese Auffassung für den Knorpel der Selachier als nicht zutreffend gleichfalls ab. Mit der ganz anders gearteten Untersuchungsmethodik der Spaltlinienuntersuchung erzielte auch Srdínko die gleichen Ergebnisse. Im Gegensatz zu Horizontal- und Sagittalschnitten erhielt er an Frontalschnitten der untersuchten Kehlkopfknorpel keine Spaltbarkeit. Dies weist darauf hin, daß die Fasern den Knorpel von ventral nach dorsal durchsetzen und in der Schnittebene eine Anordnung der Fibrillen vorliegt, die keine Spaltung zuläßt. Damit ist mit verschiedener Methodik eindeutig nachgewiesen, daß die Fasern den Knorpel von ventral nach dorsal durchsetzen und sehr wohl auch an den Kehlkopfknorpeln eine Orientierung der Fibrillenzüge im Raum vorliegt.

Im polarisierten Licht zeigten sich um die Chondrone (Benninghoff) die schon von Petersen (1924) beschriebenen „negativen Kreuze“. Jedoch kann der Deutung dieses Befundes im Sinne Petersens und Benninghoffs nicht beigeppflichtet werden. Beide Autoren fassen diese negativen Kreuze als einen Beweis für das Vorkommen zirkulärer Sonderwicklungen der kollagenen Fasern um die Chondrone auf. Dem stehen jedoch Beobachtungen Rupprichts (1910) gegenüber, die diese Deutung bedenklich erscheinen lassen. Ruppricht färbte Schnitte vom Trachealknorpel des Meerschweinchens mit der Weigertschen Elastikafärbung und fand dabei unter anderem (vgl. seine Abb. 4 und 6) um die Zellen deutliche „konzentrische faserartige Züge“. Unterwarf er nun Präparate des gleichen Objektes der Höhlschen Verdauungsmethode und färbte die so mazerierten Präparate nach Weigert, so blieben die Schnitte ungefärbt. Wurde danach nach Mallory angefärbt, so stellten sich die kollagenen Knorpelfibrillen dar. Diese Fasern legen sich zwar an die Knorpelhöhlen an, bilden aber niemals durchgehende konzentrische Wicklungen (vgl. seine Abb. 8). Die nach der Weigertschen Methode darstellbaren „konzentrischen faserartigen Züge“ hielt er für gefärbte Kittsubstanzstrukturen. Außerdem sei noch ein eigener Befund angeführt. In Caedax eingeschlossene Schnitte des Trachealknorpels zeigen im polarisierten Licht deutlich die kollagenen Fibrillen, in Glyzerin eingebettete Schnitte dagegen lassen die Knorpelfasern nur noch undeutlich erkennen. In beiden Fällen aber ist die Erscheinung der „negativen Kreuze“ gleichermaßen deutlich zu erkennen. Daraus läßt sich schließen, daß die „negativen Kreuze“ durch andere Strukturen des Knorpels bedingt sein müssen. Die erwähnten Befunde sprechen dagegen, daß die „negativen Kreuze“ ausschließlich durch besondere Wicklungen der kollagenen Fasern hervorgerufen werden. Eine genaue Aufklärung wird erst durch kombinierte polarisationsoptische und histochemische Untersuchungen möglich sein.

Schon am Schildknorpel eines sieben Monate alten Kindes ließ sich eine deutliche Asbestfaserung nachweisen. Dies ist besonders deshalb bemerkenswert, weil Petersen angibt, daß erst bei 30jährigen und älteren Individuen Asbestfaserung auftrete. Bei genauerer Durchsicht der Literatur zeigt sich jedoch, daß schon Rheiner (1852) im Schildknorpel des Fünfjährigen Asbestfaserung gesehen hat. Pascher (1923) beschreibt bei einem

sieben Monate alten Kind im Schildknorpel andeutungsweise auftretende Demaskierung der kollagenen Knorpelfibrillen als Vorläufer der Asbestfaserung.

Die kollagene Substanz des Perichondriums zeigt eine Anordnung in Schichten unter sich annähernd paralleler Fasern. Man kann am Flachschnitt eines Schildknorpels verschiedene Faserverlaufsrichtungen erkennen, wobei sich die Fasern der tieferen Schicht unter Winkeln von $15-20^\circ$ überkreuzen. Die oberflächlicher gelegenen Schichten überkreuzen sich unter Winkeln von $40-50^\circ$. Am abpräparierten Perichondrium läßt sich durch Zug in Richtung eines Fasersystems das Perichondrium dehnen. Diese Dehnbarkeit des unelastischen kollagenen Materials ist nur auf Grund der Faseranordnung zu erklären. Vergleicht man an einem ungedehnten und einem gedehnten Perichondriumstück im polarisierten Licht die Maschenwinkel zwischen den gekreuzt verlaufenden Fasern, so zeigt sich eine deutliche Änderung derselben. Daraus geht hervor, daß sich das Perichondrium Formänderungen des „funktionell elastischen“ hyalinen Knorpels durch Umordnung seiner unelastischen Fasern sehr wohl anpassen kann.

Die histologisch ermittelten Faseranordnungen des Perichondriums zeigen eine Übereinstimmung mit den gleichfalls an Kehlkopfknorpeln ermittelten Spaltlinienverläufen Böhlers. Zusammenfassend ergibt sich für die kollagenen Fasern eine Scherengitteranordnung. Desgleichen ließ sich auch für die elastischen Fasern ein ähnliches Ordnungsprinzip nachweisen.

In Übereinstimmung mit der allgemein gültigen Anschauung (Benninghoff, Petersen, Leppert) sind Perichondrium und Knorpel durch Fasern miteinander verbunden. Petersen wies darauf hin, daß die in den Interterritorialräumen liegenden Fasern des Knorpels wie die Blätter einer Palme ins Perichondrium einstrahlen. Entsprechend der mechanischen Beanspruchung an den einzelnen Knorpelabschnitten sind die Faserverbindungen mehr oder weniger stark ausgebildet. Allein aus dieser verschieden festen Anheftung kann eine mechanische Bedeutung dieser Verbindung von Perichondrium und Knorpel erschlossen werden. Daraus geht hervor, daß die Böhlersche Anschauung, diese Faserverbindung sei ohne mechanischen Wert, nicht beweiskräftig ist. Bühler vergleicht das Perichondrium mit einer „Zeltplane“, die über die „Zeltstäbe“, also den Knorpel, durch die

am Perichondrium ansetzenden Bänder und Muskeln in Spannung gehalten wird, wie das bei einem Zelt die Zeltschnüre tun. Dagegen spricht schon die Tatsache einer Anheftung einzelner Bänder in der Knorpelgrundsubstanz. Man kann das Perichondrium am Schildknorpel mit einer strumpfartigen Hülle vergleichen, die über den Knorpel gezogen ist, und nach der Bühlerschen Auffassung keine mechanisch bedeutungsvolle Verbindung mit dem Knorpel besitzt. Biegt man nun den hufeisenförmigen Knorpel auf und fixiert dabei das Perichondrium an den beiden Enden des Knorpels, müßte sich das Perichondrium der Außenseite von seiner Unterlage abheben. Man kann sich leicht davon überzeugen, daß dies nicht der Fall ist, wenn man das geschilderte Experiment an einem Schildknorpel vornimmt. Legt man nun zum anderen einen Schnitt in das Perichondrium der Innenseite und biegt den Knorpel nach der entgegengesetzten Seite, also nach außen, so müßten, wenn keine feste Verbindung zwischen Perichondrium und Knorpel vorhanden wäre, die Schnittränder des Perichondriums weit auseinander weichen. So verhält sich auch ein Loch im Strumpf, wenn man den Strumpf zu stark anspannt. Dieses ist aber bei dem geschilderten Versuch nicht der Fall, was wiederum für eine feste Anheftung spricht, die auch stärkeren unphysiologischen Belastungen widerstehen kann.

Die in den Knorpel einstrahlenden Perichondriumfasern durchziehen entweder zusammen mit den Knorpelfibrillen oder auch als Knorpelfibrillen den ganzen Knorpel. Auf Grund ihres gleichen polarisationsoptischen Verhaltens ließen sich die aus dem Perichondrium stammenden Fasern von den eigentlichen Knorpelfibrillen nicht mehr unterscheiden. Es erscheint somit durchaus berechtigt, Perichondrium und Knorpel als eine Einheit zu betrachten.

Die von Lubosch und Srdínko vertretene Auffassung, daß an Stellen des Muskelansatzes der Knorpel besondere Strukturen ausbilde, kann nicht bestätigt werden. Zur gleichen Auffassung gelangte Leppert. Lubosch war davon überzeugt, daß der Knorpel auf bestimmte Beanspruchung, wie sie der Zug der ansetzenden Muskeln zweifellos darstellt, durch Ausprägung irgendeines Sondersystems innerhalb des indifferenten Gesamtsystems seiner Fibrillen reagiert. Srdínko vertrat auch die Auffassung, daß wenigstens in den oberflächlichen Knorpelpartien durch die

inserterenden Muskeln eine andersartige Struktur hervorgerufen werden könne. Um im Innern des Knorpels eine solche Struktur auszubilden, hält er allerdings die Zugkräfte der an den Knorpeln ansetzenden Muskeln für zu klein.

In gleicher Weise bildet auch das Perichondrium an Stellen des Muskelansatzes keine besonderen Faserstrukturen aus, worauf schon Benninghoff (1933) hinwies. Vielmehr werden die Sehnenfasern der inserierenden Muskeln in die vorhandene Fasernanordnung eingebaut.

Die Fasern der Sehnen teilen sich fächerförmig auf und senken sich ins Perichondrium ein. Bis in die Knorpelgrundsubstanz durchlaufende Fasern fanden sich nicht. Es ist also als sicher anzunehmen, daß die Muskeln nur am Perichondrium einen funktionell bedeutungsvollen Ansatz gewinnen. Bühler kam bei präparatorischen Untersuchungen der Muskelansätze am Kehlkopf zu den gleichen Ergebnissen. Zu den Ergebnissen Ravniers, der eine sichere Verankerung der Sehnenfasern im foetalen Calcaneusknorpel des Kaninchens fand, ist zu sagen, daß es sich bei dem untersuchten Objekt nicht um einen „permanenten Knorpel“, sondern um einen knorplig vorgebildeten Knochen handelte. Das Verhalten eines solchen Knorpels läßt sich nicht ohne weiteres auf den „permanenten Knorpel“, zu dem die Kehlkopfknorpel zweifellos gehören, übertragen. Nach den hier vorgelegten Befunden erscheint es auch nicht berechtigt, die für die Muskelansätze am Knochen ermittelten Befunde auf die Insertion der Muskeln am Knorpel zu übertragen.

Ergebnisse

1. Die funktionell wichtigsten Bauelemente der Kehlkopfknorpel stellen die zugfesten in den Interterritorialräumen verlaufenden kollagenen Fibrillen und das um die Zellen und zwischen den Fibrillen angeordnete druckelastische Chondromucoid dar. Die Faserzüge durchsetzen Schild- und Ringknorpel vom äußeren zum inneren Perichondrium. Man kann den einzelnen Faserzug am einfachsten mit einer steil S-förmigen Schleife vergleichen. Die Fibrillenanordnung stellt eine Wachstumsarchitektur dar, die der Funktion angepaßt ist.

2. Die kollagenen Fasern des Perichondriums zeigen einen Aufbau in Schichten aus unter sich annähernd parallelen Faserzügen.

Die Fasern der einzelnen Schichten überkreuzen einander. Die Gesamtheit der Fasern zeigt eine Scherengitteranordnung. Auch die elastischen Fasern besitzen eine ähnliche Anordnung.

3. Perichondrium und Knorpel sind überall durch kollagene Fasern miteinander verbunden. Entsprechend der mechanischen Beanspruchung ist die Verankerung des Perichondriums am Knorpel bald stärker, bald schwächer ausgebildet.

4. Die Muskelansatzfasern ließen sich mit Sicherheit nur bis ins Perichondrium verfolgen, so daß die wesentliche Ansatzfläche der Muskeln durch das Perichondrium dargestellt wird.

5. Perichondrium und Knorpel zeigen an Stellen mit und ohne Muskelansätzen keine wesentlichen Strukturunterschiede.

6. Das Bindegewebe der Knorpelumgebung strahlt im allgemeinen ins Perichondrium ein. Daneben finden sich aber einzelne Bänder, die, wahrscheinlich wegen ihrer stärkeren mechanischen Beanspruchung, mit ihren Fasern in der Knorpelgrundsubstanz verankert sind.

7. Durch seine Faseranordnung ist die kollagene Substanz des Perichondriums befähigt, sich Formänderungen des „funktionell elastischen“ hyalinen Knorpels anzupassen. Zug am Perichondrium wird durch die Faserverbindungen zwischen Perichondrium und Knorpel auch auf den Knorpel übertragen. Die Anordnung der kollagenen Faserzüge entspricht den Zugtrajektorien. Auch bei Druck auf den Knorpel werden die sich überkreuzenden und vielfach miteinander verflochtenen Fasersysteme teilweise angespannt und dadurch der Druck auf das im Knorpel verteilte Chondromucoid übertragen, das die druckelastische Substanz des Knorpels darstellt. In gleicher Weise wird auch der Zug der am Perichondrium ansetzenden Muskeln über die Faseraufteilungen im Perichondrium auf dieses übertragen und von da weiter an den Knorpel geleitet. Es kommt so zu einer Zerfällung der Kraft auf einen großen Raum, daß es auch verständlich erscheint, warum der Knorpel für die ansetzenden Muskeln keine besonderen Zugtrajektorien ausbildet. Die mechanischen Beziehungen zwischen Muskel-Perichondrium-Knorpel und die funktionelle Abhängigkeit der Teile voneinander, berechtigen Muskel, Perichondrium und Knorpel zu einem funktionellen System zu vereinigen.

Zusammenfassung

Es wurden an Schnittserien in horizontaler, sagittaler und frontaler Richtung menschlicher Kehlköpfe verschiedenen Alters die Anheftungsweise der Muskeln am Knorpel untersucht. Dabei wurde die Struktur des Knorpels und des Perichondriums, sowie der funktionelle Zusammenhang der einzelnen Teile miteinander betrachtet. Die Faserstruktur des Knorpels zeigt vom äußeren zum inneren Perichondrium durchlaufende steile S-förmige Fasersysteme. Die kollagenen wie die elastischen Fasern des Perichondriums zeigen eine Scherengitteranordnung. Knorpel und Perichondrium sind als eine funktionelle Einheit zu betrachten. In dieses funktionelle System werden auch die nur am Perichondrium ansetzenden Muskeln einbezogen. Desgleichen ist das Bindegewebe der Knorpelumgebung im allgemeinen nur mit dem Perichondrium verbunden. Daneben finden sich aber auch in die Knorpelgrundsubstanz einstrahlende kollagene Faserzüge.

Literaturverzeichnis

Benninghoff, A.: Über den funktionellen Bau des Knorpels. *Anat. Anz. Erg. Heft* **55** (1922) 250; Form und Bau der Gelenkknorpel in ihren Beziehungen zur Funktion, I. Mitt. *Z. Anat. u. Entw.gesch.* **76** (1925) 43; II. Mitt. *Z. Zellforsch. usw.* **2** (1925) 783; Der funktionelle Bau des Hyalinknorpels, *Erg. Anat. u. Entw.gesch.* **26** (1925) 1; Anatomie funktioneller Systeme, *Morph. Jb.* **65** (1930) 1. Über Leitsysteme der Knochenkompakta III.: Studien zur Architektur der Knochen, Beiträge zur Anatomie funktioneller Systeme **1** (1933) 11. — Biedermann, W.: Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen. In Wintersteins Hdb. vergl. Physiol. III/1, Jena, Fischer, 1914 (dort weitere Literaturangaben). — Bormuth, H.: Die trajektoriiellen Strukturen im Knorpel der Haifische auf Grund von Untersuchungen im polarisierten Licht. *Z. Zellforsch. usw.* **17** (1933) 767. — Braus, H.: Anatomie des Menschen, Bd. 1, Berlin, Springer, 1929. — Bühler, E.: Über die funktionelle Architektur der menschlichen Kehlkopfknorpel. *Z. Morph. u. Anthropol.* **33** (1935). — Dawson, A. B. and Spark, Ch.: The fibrous transformation and architecture of the costal cartilage of the albino rat. *Amer. J. Anat.* **42** (1928) 109. — Hansen, F. C. C.: Untersuchungen über die Gruppe der Binde-substanzen: 1. Der Hyalinknorpel. *Anat. Hefte (Abt. I)* **27** (1904) 535. — Häggqvist, G.: Gewebe und Systeme der Muskulatur. In v. Moellendorfs Hdb. mikr. Anat. d. Menschen, II/3, Berlin, Springer, 1931. — Henckel, K. O.: Zum funktionellen Bau der Kehlkopfknorpel. *Anat. Anz.* **76** (1933) 438. Über die funktionelle Struktur des Hyalinknorpels. *Naturw.* **20** (1932) 557. — Kölliker, A. v.: Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen, II/1, 21, Leipzig, Engelmann, 1850, 1852. — Lange, K. H.: Rippen

und Brustbein in ihren funktionellen Verknüpfungen. *Morph. Jb.* **73** (1934) 355. — Leppert, F.: Untersuchungen über die funktionelle Struktur des Schulterblattknorpels des Pferdes. *Beiträge zur Anatomie funktioneller Systeme* **1** (1933) 439. Beitrag zur funktionellen Struktur der Trachea und des Kehlkopfes des Pferdes. *Beiträge zur Anatomie funktioneller Systeme* **2** (1935) 141. — Lubosch, W.: Anpassungserscheinungen am Selachierknorpel. *Anat. Anz.* **35** (1910) 1. Das perennierende Kalkskelett der Wirbeltiere und der fibrilläre Bau der knorpeligen Skeletteile. *Z. mikrosk. anat. Forsch.* **11** (1927) 67. — Niessing, C.: Über das Zungenbein und den Kehlkopf von *Pipa americana*. *Morph. Jb.* **71** (1933) 545. — Pascher, M.: Zur Kenntnis der Altersveränderungen in den menschlichen Kehlkopfknorpeln, insbesondere der körnigen Entartung der Knorpelgrundsubstanz, der Vascularisations, Resorptions- und Verknöcherungsbefunde. *Virchows Arch.* **246** (1923) 198. — Petersen, H.: Histologie und mikroskopische Anatomie, 3, München, Bergmann, 1924. Die Organe des Skelettsystems. In v. Moellendorfs Hdb. mikr. Anat. d. Menschen, II/2, Berlin, Springer, 1930. — Ranvier, L.: *Leçons d'Anatomie générale sur le Système musculaire*, Paris, Delahaye, 1880. — Rheiner, H.: Beiträge zur Histologie des Kehlkopfes, Inaug.-Anh. Würzburg (1852). — Rupprich, W.: Über Fibrillen und Kittsubstanz des hyalinen Knorpels. *Arch. mikr. Anat. u. Entw.gesch.* **75** (1910) 748. — Schaffer, J.: Die Stützgewebe. In v. Moellendorfs Hdb. mikr. Anat. d. Menschen, II/2, Berlin, Springer, 1930 (dort weitere Literaturangaben). — Schmidt, W. J.: Die Bausteine des Tierkörpers im polarisierten Licht, Bonn, Cohen, 1924. Zur Polarisationsoptik des Knorpelgewebes. *Z. Zellforsch.* **37** (1952) 534. *Zit. nach Path. Ber.* **20** (1954) 4. — Schubert, M.: Über die Anheftung der Muskeln am Skelett der Brust- und Bauchflossen bei Selachiern. *Anat. Anz.* **73** (1931) 113. — Srdínko, V. O.: Studien über die funktionelle Architektur des Hyalinknorpels. *Arch. mikr. Anat.* **87** (1916) 151. — Studnička, F. K.: Über kollagene Bindegewebsfibrillen in der Grundsubstanz des Hyalinknorpels, im Dentin und im Knochengewebe. *Anat. Anz.* **29** (1906) 334. — Weidenreich, F.: Über die Beziehungen zwischen Muskelapparat und Knochen und den Charakter des Knochengewebes. *Anat. Anz. Erg. Heft* **55** (1922) 28. Das Knochengewebe. In v. Moellendorfs Hdb. mikr. Anat. d. Menschen, II/2, Berlin, Springer, 1930 (dort weitere Literaturangaben).

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Köln
(Direktor: Prof. Dr. med. O. Veit)*

Zur Entwicklung des Dens epistrophei

Von

Joseph Kladetzky

Mit 11 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 18. Mai 1954)

Einleitung

Die Meinung, daß der Dens epistrophei dem Pleurozentrum des 1. Halswirbels homolog sei, wurde bisher so gut wie widerspruchsfrei akzeptiert. Auch die nur spärlich in der Literatur vertretenen Befunde, die dagegen zu sprechen schienen (wie die z. B. von Schultze (1818) an jungen Schildkröten erhobenen), reichten nicht aus, um die erwähnte Deutung ernstlich erschüttern zu können, zumal Autoren wie Männer (1899) und Hagen (1907) — die beide von der Entstehung des Dens aus Atlas- und Epistropheusanteilen sprechen — eher zu einer vermittelnden Stellungnahme neigten. So schien zum Schluß die so gut wie allgemein anerkannte Tatsache der sekundären Verbindung des Atlaskörpers mit dem Zentrum des Epistropheus zum sog. Dens phylogenetisch wie ontogenetisch durch die verschiedensten Begründungen und Untersuchungen genügend erhärtet und wurde ohne Vorbehalt auch in der menschlichen Anatomie gelehrt.

Die vor kurzem von Ludwig (1953) veröffentlichte Arbeit hat nun die Frage nach dem Ursprung des Dens epistrophei erneut aufgegriffen und das Problem „Atlas und Epistropheus“ wieder in den Blickpunkt des Interesses gerückt. Die Ergebnisse seiner histologischen Untersuchungen und — was besonders zu unterstreichen ist — die Schlußfolgerungen seiner ausführlichen Literaturstudien sind wohl Anlaß genug, auch von unserer Seite zur Frage der Genese der oberen Cervicalregion Stellung zu nehmen,

und zwar soll dabei der Weg beschritten werden, der durch die Argumentation Ludwigs vorgezeichnet erscheint, d. h. einer Untersuchung der Ontogenese von Atlas und Epistropheus soll eine Skizzierung der in der Literatur erörterten Überlegungen in phylogenetischer Richtung folgen und zum Schluß das Ergebnis einer eingehenden Prüfung des Schrifttums im Hinblick auf die Frage der Variationen in dem zur Debatte stehenden Bereich der Wirbelsäule, welches Ludwig zu einem hochinteressanten Schluß veranlaßte, der etwa folgende Überlegung enthält: Im Bereich von Hinterhaupt und den oberen Halswirbeln sind bisher die verschiedensten Variationsformen bekannt geworden, aber nie eine, bei der der Dens als Körper des Atlas sich habe zu erkennen gegeben. Wenn nun aber der Dens epistrophei der Körper des Atlas wäre, so hätte diese Form sicher einmal auftreten müssen. Es ist nicht der Fall, also kann der Dens nicht der Körper des Atlas sein.

Die Problemstellung ergibt sich aus dem Gesagten und wird sich, wie folgt, in die einzelnen Punkte gliedern: In Abschnitt A wären die Fragen zu klären, ob 1. im frühesten Entwicklungszustand eine Beziehung zwischen Atlas-Blastem und Chorda dorsalis nachzuweisen ist, 2. die Zahnanlage eine Verbindung mit den übrigen Teilen der blastematösen Anlagen von Neuralbögen und hypochordaler Spange aufweist und 3. wie das zwischen Dens und Epistropheuskörper gelegene Gewebe sich histologisch von den übrigen intervertebral gelegenen Gewebsabschnitten unterscheidet, d. h. es ist zu untersuchen, ob diese Gewebspartie eine primitive Intervertebralscheibe nur „vortäuscht“ oder ob sie im gleichen Sinne eine ist, wie die zwischen den anderen Wirbeln gelegene. Dabei soll es in diesem Zusammenhang unerörtert bleiben, inwieweit hier die Benennung als „Intervertebralscheibe“ überhaupt erlaubt ist. Der zweite Teil B hätte sich mit dem veränderten Verhalten des als Centrum atlantis deklarierten Zahnstückes in der Phylogenese zu befassen, und schließlich wäre in Abschnitt C festzustellen, mit welchem Recht 1. die Koordination von Variationsformen wie Manifestationserscheinungen und Occipitalisation des Occipitalwirbels bzw. des Atlas einerseits mit der vom Menschen wohlbekannten Form der Umbildung des Atlaskörpers zum Dens epistrophei andererseits soweit vollzogen werden darf, daß die Summation beider Vorgänge zu einer Prämisse eines nachfolgenden Schlusses benutzt wird, wie in der Arbeit Lud-

wigs; 2. müßte erörtert werden, ob die Feststellung des Autors: Ein Persistieren des Dens als Atlaszentrum, d. h. seine Verbindung mit dem Arcus anterior und den Massae laterales sei „aber nie beschrieben worden“, den im Schrifttum wiedergegebenen Befunden entspricht.

A. Zur Ontogenese

I. Material

Bei der Untersuchung der in der Einleitung angedeuteten Fragen diene als Material die embryologische Sammlung unseres Instituts. Aus ihr wurden einige am besten geeignete Embryonen ausgewählt, um zu den umstrittenen Punkten an Hand eigener Beobachtungen Stellung nehmen zu können. Ausgesucht wurden ältere blastematöse Stadien und ein frühes Knorpelstadium, da die weitere Entwicklung (knorpelige und knöcherne) im wesentlichen nicht zur Diskussion steht.

Weil die Färbungen variieren, sollen sie bei der Besprechung der jeweiligen Embryonen aufgeführt werden. Die Embryonen werden mit dem Namen bezeichnet, den sie im Rahmen unserer Sammlung tragen. Die Schnittdicke ist einheitlich. Es handelt sich immer um Schnitte von 10 μ .

Noch ein Wort zur Auswahl: Um einen Vergleich mit den Befunden aus der Arbeit Ludwigs leichter zu ermöglichen, habe ich mich bemüht, die gleichen Stadien zur Untersuchung heranzuziehen. Ich bin mir bewußt, daß in diesem Punkt nur eine Annäherung gelingen wird; denn bei den Maßangaben handelt es sich notwendigerweise um stark subjektiv gefärbte Werte. In dieser Feststellung liegt von vornherein die erforderliche Einschränkung für den Versuch, gleiche Größenangaben als Vergleichsbasis ohne Vorbehalt verwenden zu können. Mit diesem Einwand allein sind schon für den Vergleich Grenzen angedeutet, die sich mit dem Hinweis auf weitere noch zu berücksichtigende Faktoren mehr und mehr einengen. Mit der Andeutung mag es sein Bewenden haben. (Ich erinnere an Untersuchungen Grossers (1927, 1932) zu diesen Fragen.)

II. Befunde

Unsere jüngeren Embryonen (Homo Heim 7 mm SSL und Homo Weyerthal 8,5 mm SSL) lassen im Bereich der Chorda dorsalis mesenchymale Gewebsblöcke erkennen, die aber insgesamt wenig

differenziert sind. Der jüngste Embryo in der Reihe unserer Sammlung (Homo Nürnberger 5 mm SSL) zeigt dagegen noch keinerlei Andeutungen von Gewebsverdichtungen im Gebiete der späteren Wirbelsäule.

Homo Dietlein II (7. 8. 1948, 10 mm SSL, Fixierung: Formalin, Färbung: Haematoxylin-Heidenhain-van Gieson):

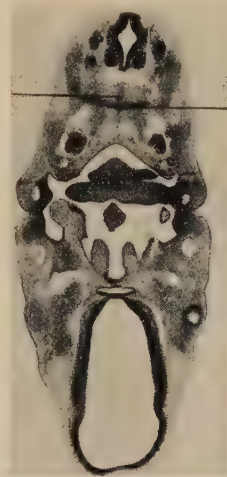
Aus der Anlage der blastematösen Verdichtungen lassen sich die endgültigen Wirbelformen schon erkennen. Mehr oder we-

Schnitthöhe
und
-richtung



Abb. 1. Homo Dietlein II
(7. 8. 48 10 mm SSL) 3fach vergrößert

Chorda
dorsalis

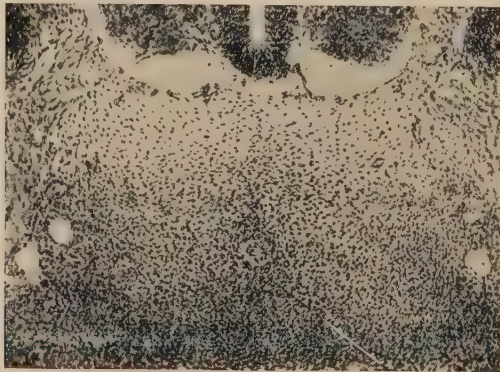


Hypo-
chordale
Spange

Abb. 2. Homo Dietlein II.
Schnitt 12/1/2. Vergrößerung: etwa 10fach

niger scharf von der Umgebung getrennt sieht man die als Processus neurales, costales und chordales benannten Wachstumszonen angedeutet, und mehr oder weniger scharf voneinander abgesetzt lassen sich locker gefügte Gewebspartien von denen mit dichter Kernansammlung unterscheiden. Die Schnittrichtung ist zum Embryo so gelegt, daß die Anlagen der Wirbel ungefähr quergetroffen erscheinen (Abb. 1). In Höhe der Anlage des späteren ventralen Atlasbogens, der sog. hypochordalen Spange (Abb. 2) sieht man außer dem genannten Gebilde Verdichtungen in den Seitenbereichen (Gebiet der später als Massae laterales bezeichneten Regionen) und von beiden getrennt die Chorda dorsalis. Die Chorda dorsalis hat einen ungefähr kreisförmigen Querschnitt und wird begrenzt von einer dünnen, in unserem Präparat leicht bräunlich getönten, Membran. Die Zellen der Chorda dorsalis

sind groß und zeigen runde Kerne mit reichlichem, die Kerne fast allseitig umgebenden Cytoplasma. Von der membranösen Umrandung sind die Zellen fast an allen Seiten zurückgezogen, so daß sich zwischen ihnen und der Begrenzung der Chorda ein ungefähr gleichmäßiges Lumen ausgebildet hat. Um diese Anlage herum gruppiert sich eine schmale Zone verdichteten zellulären Gewebes, das sich zum Teil in konzentrischer Schichtung der Figur der Chorda angeschlossen hat. Diese Zellen unterscheiden sich von denen der Chorda dorsalis selbst durch ihren Mangel an Cytoplasma, so daß die meisten nur durch ihren tiefschwarzen Kern imponieren. Etwas weiter von der Chorda dorsalis entfernt zeigt diese zellige Struktur eine Auflockerung. Man erkennt das vornehmlich daran, daß zwischen den einzelnen Kernen nun die Zellausläufer sichtbar werden. Die alte Verdichtungsform tritt erst wieder im Bereich der Seitenteile auf (Abb. 3). Während sich also die Zellverdichtung nach lateral hin auflöst, bleibt sie in Richtung auf die hypochordale Spange hin bestehen (ebenso, mehr oder weniger ausgeprägt, nach hinten), wenn sie dabei auch ventralwärts um so dünner in ihrer Breiten-



Verdichtungszone um die Chorda herum

Abb. 3. Homo Dietlein II. Schnitt 12/1/2. Vergrößerung: etwa 100fach

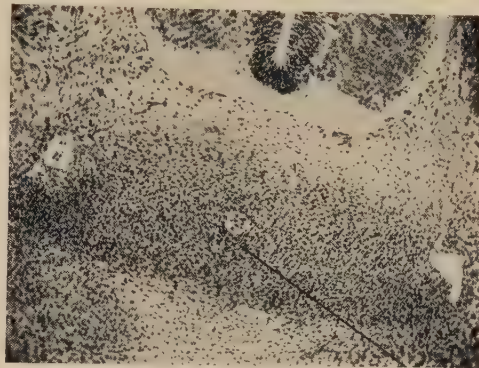
ausdehnung wird. In den folgenden Schnitten kann man diese durch ihre Zellansammlung charakterisierte, beinahe spindelförmige Figur verfolgen, bis sie schließlich in den nun weit dichter gewordenen Kernmassen, die sich von den Seitenteilen in Richtung auf die Chorda dorsalis zu erstrecken, eingeschlossen wird, wo sie nur unvollkommen — angedeutet durch die Kernstellung — verfolgt werden kann (Abb. 4a und b). Der Übergang

von der blastematösen Verdichtung zu der um die Chorda dorsalis gruppierten Figur ist somit in dieser Zone ohne scharfe Trennung.
 Homo Frauenklinik (24. 6. 1952, 11 mm SSL, Fixierung:
 Susa, Färbung: Haematoxylin-Benda-Chromotrop):



Chordalfortsätze
des Atlasblastems

Abb. 4a. Homo Dietlein II.
Schnitt 13/1/5. Vergrößerung:
etwa 10fach



Verdichtungszone in Verbindung mit hypochordaler
Spange und Seitenteilen des Atlasblastems

Abb. 4b: Homo Dietlein II. Schnitt 13/1/5.
Vergrößerung: etwa 100fach

Auch bei diesem Embryo (Schnitttrichtung und -höhe Abb. 5) liest man etwa in der vorgenannten Höhe eine ganz ähnliche, durch dichte zelluläre Ansammlungen charakterisierte Figur ab (Abb. 6). Allerdings sind hier die zellulären „Flügel“ auch nach den Seiten ausgespannt, ohne daß sie jedoch in diesem Schnitt die Seitenteile berühren. Die folgenden Schnitte ergeben ungefähr den gleichen Befund wie den vorhin skizzierten, d. h. auch die hier abgebildete Figur verschmilzt — oder besser: löst sich auf, indem sie sich mit den blastematösen Fortsätzen der folgenden kompakteren Zellschicht, die sich in Richtung auf die Chorda dorsalis erstrecken, innig verbindet.

Homo Lehmann (4. 11. 1948, 12,5 mm SSL, Fixierung: Alkohol, Färbung: Boraxcarmin):

Abb. 7 zeigt die Chorda dorsalis (bei sagittaler Schnitttrichtung) ein Stück weit längs getroffen, ungefähr im Mittelgebiet des Dens epistrophei. Die sie umgebenden Zellen sind noch nicht in Knorpelzellen umgewandelt, d. h., die beiden Knorpelkerne haben

sich medial noch nicht vereinigt. Weiter lateral (Abb. 8) ist der Knorpelkern des Dens getroffen. Er besteht aus Knorpelzellen mit spärlicher Interzellulärsubstanz. Hier wird die knorpelige Anlage



Schnitthöhe
u. -richtung

Abb. 5. Homo Frauenklinik
(24. 6. 52 11 mm SSL)
3fach vergrößert

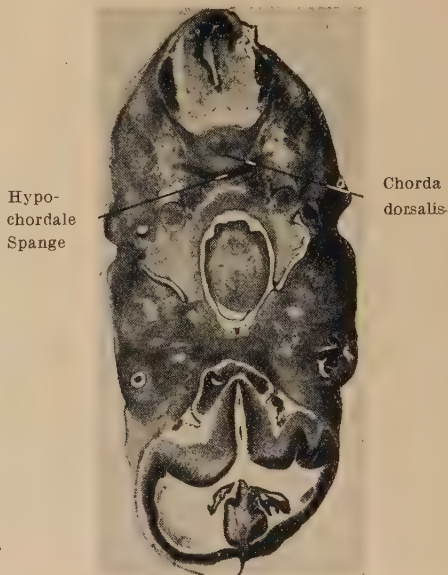


Abb. 6. Homo Frauenklinik. Schnitt 20/1/2.
Vergrößerung: etwa 8fach

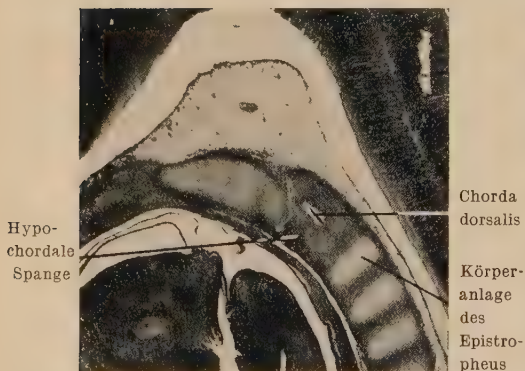


Abb. 7. Homo Lehmann (4. 11. 48 12,5 mm SSL)
Schnitt 21/3/1. Vergrößerung: etwa 17fach

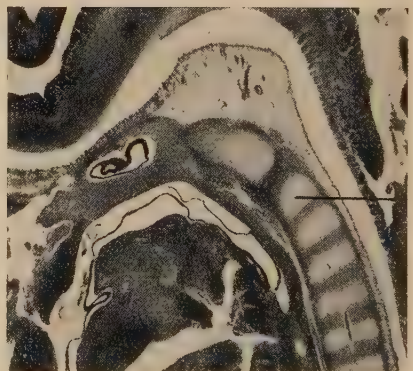


Abb. 8. Homo Lehmann Schnitt 22/1/4.
Vergrößerung: etwa 17fach

von der nachfolgenden Körperanlage durch ein Gewebe deutlich geschieden, das sich in der Abbildung insgesamt dunkler abzeichnet und so die beiden Körper-Knorpelbereiche scharf voneinander trennt. Die gleiche Bildung, d. h., die Abwechslung von

hellen und dunklen Zonen, trifft man in weiter caudaler Richtung an, also in den Regionen der folgenden Wirbelkörper und ihrer Zwischenschichten. Die dunkle Trennschicht zwischen Dens und Körper des Epistropheus, ebenso wie zwischen den übrigen Körperbezirken, besteht aus fast kreisrunden Zellen mit dunklem

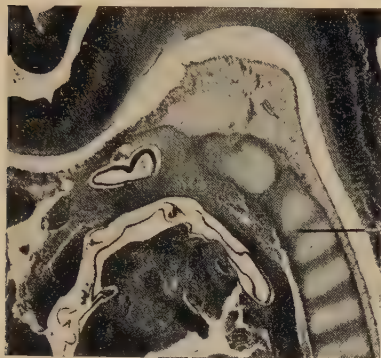


Abb. 9a. Homo Lehmann Schnitt 23/2/4.
Vergrößerung: etwa 17fach

Trennschicht zwischen
Dens- und Epistropheus-
anlage

Knorpelanlage des Dens
epistrophei

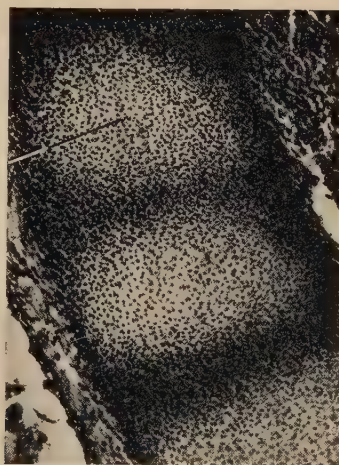


Abb. 9b. Homo Lehmann Schnitt 23/2/4.
Vergrößerung: etwa 110fach

Kern und wenig Cytoplasma. Zu beiden Seiten lateral der Medianebene, also auch lateral der Paramedianebene, die in Abb. 7 wiedergegeben ist, ist eine Trennung in die zwei genannten, voneinander sich unterscheidenden Zellgruppen insofern auch weiter berechtigt, als sie fortbestehen, d. h. wenigstens qualitativ erhalten bleibt (Abb. 9). Allerdings besteht — je weiter lateral, um so mehr — ein quantitativer Unterschied, und zwar derart, daß die zwischen Dens und Epistropheuskörper gelegene Trennschicht immer mehr abnimmt und zum Schluß nur noch angedeutet ist.

III. Besprechung der Befunde

Die ontogenetische Entwicklung der Wirbelsäule und mit ihr auch die der oberen Halsregion ist seit langem bekannt und genauestens durchuntersucht. Ausgehend von den Befunden, erhoben an frühen Stadien bei Reptilien und Säugern (Froriepe 1883, Männer 1893, Weiss 1901, Barge 1918 u. a.) bis hinauf zum Menschen (Wirth 1884, Levi 1900, Bade 1900, Hagen 1900, Bardeen 1908), kam man zu mehr oder weniger einheitlichen Auffassungen, die nur im Nebensächlichen Abweichungen voneinander aufzeigten. So fand diese einheitliche Anschauung von den ersten Vorgängen bei der Wirbelsäulenentwicklung ihre, wenn auch oft stark schematisierte, Zusammenfassung in den Lehr- und Handbüchern (Minot 1894, Keibel-Mall 1910, Broman 1911, Fischel 1929, de Beer 1937, Clara 1940, Brandt 1949 u. a.). Diese zusammenfassende Darstellung wurde auch durch die neueren umfangreichen Nachprüfungen (Piiper 1928, 1929, Bochmann 1937, Dawes 1938, Reiter 1943, Prader 1947, Sensening 1949) keineswegs korrigiert, wenn sich auch manche gewohnte Vereinfachung wieder auflöste, und die gewonnenen Einzelerkenntnisse die ihnen gebührende Stellung wieder einnahmen. Grundsätzlich konnte aber bei zusammenfassender Betrachtung des Entwicklungsgeschehens in der oberen Cervicalregion auch dann noch mit Froriepe (1883) formuliert werden: „Die Entwicklung der beiden ersten Wirbel stimmt mit derjenigen der übrigen in den früheren Stadien überein. Es können nur Unterschiede der relativen Größe der Bestandtheile angeführt werden und auch diese sind nicht bedeutend...“

Der erste massive Einwand gegen alle diese Befunde liegt nun in der Arbeit Ludwigs (1953) vor. Ludwig spricht von „Dentalfortsätzen“, d. h. von Gewebsverdichtungen, die sich von den Seitenteilen des Epistropheus in craniomedialer Richtung erstrecken, um erst, wenn sie die Chorda im Gebiete des Atlas erreicht haben, eine Beziehung zur Chorda dorsalis des Atlasgebietes zu erkennen zu geben, während alle übrigen Atlasanlagen keinerlei Verbindung mit der Chorda dorsalis zeigen. Unsere Abb. 2 demonstriert nun, daß von vornherein um die Chorda dorsalis herum — und zwar in Höhe der späteren Atlas — eine Verdichtungszone auftritt. Diese Zone hat Ludwig nicht erwähnt. Aus den früheren Untersuchungen aber ist bekannt, daß diese Region bei der Entwicklung des Wirbelkörpers eine Rolle spielt.

Wenn auch der Anteil dieser „Perichordalröhre“ (Piiper, Dawes, Bochmann) am Aufbau der Wirbelsäule des Menschen geringer beteiligt ist als z. B. bei den Vögeln und Reptilien (Piiper), so ist sie doch bei den Säugern (Dawes) und Menschen (Reiter) eindeutig nachgewiesen und relativ gut zu verfolgen, obgleich beim Menschen diese „Scheide“ von vornherein als „dünne Röhre“ angelegt wird, die besonders intrasegmental nicht die Ausdehnung wie bei den Reptilien erreicht. Auf jeden Fall läßt sich auch in unseren Präparaten von Anfang an im Gebiete des Dens, also in Höhe des Atlas, um die Chorda dorsalis herum eine Verdichtungszone konstatieren, die ohne jeden Zweifel eine Beziehung zur Chorda demonstriert. Hinzu kommt, daß diese Zone in den folgenden Schnitten in die Processus chordales einbezogen wird, wodurch dann auch noch eine Verbindung zu den Seitenteilen und zur hypochordalen Spange hergestellt ist. Ich stelle fest, daß ich Formationen, die mit dem Ausdruck „Dentalfortsätze“ hätten definiert werden können, nicht aufgefunden habe. Damit ist jedoch keineswegs das Auftreten solcher Gewebsformierungen von vornherein abgestritten. Ich möchte eher annehmen, daß in entsprechenden Stadien ähnliche Bildungen sogar auszumachen sind, möchte aber die Interpretation, die Ludwig ihnen gegeben hat, ablehnen; denn die Neugliederung des axialen Mesenchyms muß ja als ein Geschehen betrachtet werden, wobei der Umbau „nicht durch einfache mechanische Umgruppierung der starrbleibenden, dichten und lockeren Gewebsabschnitte, sondern durch eine fließende, cranialwärts gerichtete Verschiebung der blastematösen Gewebsverdichtung vor sich geht“ (Prader 1947), wobei also mit allen Zwischenstadien gerechnet werden kann. Oder mit den Worten Broman s: Die Chordalfortsätze jedes primitiven Wirbelpaares werden von unten her durch regressive Veränderungen des Blastems „ausgehöhlt und gleichzeitig nach oben her verdickt. Nach dieser Umwandlung der vereinigten Chordalfortsätze, die also mit einer Cranialwärtsverschiebung derselben verbunden ist, stellen diese eine sog. primitive Intervertebralscheibe dar“. Selbst wenn man also die „Dentalfortsätze“ konzipiert (ich bemerke nochmals, daß sie in unseren Präparaten nicht gefunden werden konnten!), gestattet der Befund doch keine solch weitgehende Schlußfolgerung, zumal nicht nach der Analyse der Befunde Bochmann s, die ergeben hat, daß „weder die Gliederung durch Intersegmentalgefäße und

Intervertebralspalten, noch die in lockeres und dichtes Gewebe als direkter Vorläufer der Begrenzung angesehen werden kann, mit denen das skeletogene Gewebe zu gesonderten Rippen, Wirbeln und Bogen verknorpelt. Die Grenzen dieser knorpeligen Gebilde lehnen sich teilweise an die Gliederung an, teils überschneiden sie sich und bilden sich unabhängig“. Vor allem müßte in Betracht gezogen werden, was Bo ch m a n n an anderer Stelle und in anderem Zusammenhang zu bedenken gibt, was in analoger Anwendung aber die erwähnte Feststellung Ludwigs nur noch unsicherer erscheinen ließe; denn obschon man das capitulum costae und die Zwischenwirbelscheibe aus der rein phylogenetischen Betrachtung heraus zuerst intersegmental angelegt erwarten müßte, als Gebilde, die sich erst im Laufe der ontogenetischen Entwicklung in die Segmentmitte zu verschieben hätten, ist von solchen Vorgängen in der Ontogenese nichts zu finden; denn „alle Gebilde legen sich gleich an der Stelle an, die sie beim erwachsenen Tier einnehmen, und zeigen keine Spur jener phylogenetisch verfolgbaren Verlagerung“. Mit anderen Worten: Die strenge Gliederung in Sclerotome in der Ontogenese, wie sie bisher gelehrt wurde, kann nach den neueren Befunden nicht mehr als starr-abgegrenztes System verstanden werden, womit auch der langjährige Streit um die „Neugliederung der Wirbelsäule“, der, seit v. Ebner das Problem aufgeworfen hat, immer wieder die Gemüter erhitze (siehe: Corning 1891, Männer 1899 u. a.), an Bedeutung verloren haben dürfte. (Ludwig hat übrigens, wie es scheint, diese wichtigen Arbeiten von Bo ch m a n n und Reiter nicht gekannt.) Für uns aber ist das Entscheidende, daß, abgesehen von den „Dentalfortsätzen“, die ersten Zellformierungen im Gebiete des Dens eine Beziehung zur Chorda dorsalis aufweisen.

Ludwig stützt nun weiter seine Angriffe gegen die alte Auffassung außer mit den Argumenten 1. die erste Anlage des Dens zeige keine Beziehung zur Chorda, 2. die Densanlage ebenso keine zu den Atlasbögen, noch mit einem dritten, das ihm der Befund der ersten Verknorpelung an die Hand zu geben scheint. Es lautet: Die Trennschicht — von Ludwig sonst Zwischenwirbelscheibe genannt — täuscht zwischen Dens und Epistropheuskörper eine Zwischenwirbelscheibe nur vor. Nach unseren Befunden kann diesem Argument nur mit Vorbehalt beige pflichtet werden. Zunächst möchte ich einwenden, daß das Wort „Vortäuschen“ zu-

mindest kühn gewählt ist, da es etwas voraussetzt, was aus den Tatsachen so ohne weiteres nicht abgelesen werden kann. Wir müssen festhalten, daß — auch unsere Objekte zeigen es — diese Trennschicht lateral zwischen Dens und Epistropheuskörper im Vergleich zu den übrigen die Körperanlagen voneinander scheidenden Abschnitten sich immer mehr verdünnt, d. h., daß hier die Verknorpelung des Körperbezirkes weit über den für andere Körperbezirke gewohnten Rahmen hinausgeht. Histologisch unterscheiden sich aber diese Schichten, die die Körperbezirke voneinander trennen, nicht im geringsten. *Levi*, der gerade dieses Stadium an seinen Modellen (wie nach ihm viele andere Autoren) eingehend geprüft hat, spricht auf Grund seiner Befunde von einer völligen Trennung von Zahn und Körper des Epistropheus bei 13 mm großen Embryonen, und sein Einwand klingt fast wie eine Umkehrung des *Ludwig* schen Einwurfs, wenn er schreibt: „In diesem Stadium hat also die (wohl vom Autor erwartete!) Verschmelzung des 1. und 2. Cervicalkörpers noch nicht stattgefunden.“ Es bleibt also bestehen, daß von „Vortäuschen“ nicht gesprochen werden kann, zumal eine histologische Übereinstimmung besteht. Die „über das Ziel hinauschießende Verknorpelung“ muß in jedem Fall, so will mir scheinen, in einer anderen Sicht interpretiert werden, wobei der Befund von *Weiss* (1901) als Hilfe heranzuziehen nicht einmal vonnöten ist; denn die Annahme eines im ganzen Gebiet der Wirbelsäule vorübergehend auftretenden Knorpelstabes, ließe jede Diskussion über diesen Punkt überflüssig erscheinen. Ich glaube vielmehr, daß die Auslegung unter dem Aspekt des Sichtbarwerdens der Einflußsphäre des Kopfes als Organisationszentrum in dieser Phase der Entwicklung die Differenz der Meinungen ohne allzu gewagte Konstruktion aufhebt, wie ja auch *Weiss* betont, daß die „Horizontalplatte“ im Gebiete zwischen Atlas und Epistropheus wohl vorhanden ist, wenn auch schwächer als caudal, immerhin aber deutlich genug im Gegensatz zu den Kopfwirbelanlagen, wo sie völlig fehlt. Gerade aber in diesem Stadium macht sich die entscheidende Umbildung in die für die obere Halsregion spezifische Form geltend, was schon *Minot* (1894) meint, wenn er schreibt: „Das charakteristische Verhalten der beiden ersten Wirbel beginnt hervorzutreten, wenn deren Verknorpelung weit genug vorgeschritten ist... Durch die Ausbreitung (gemeint ist die der Knorpelzonen!) gelangt ferner der erste Wirbelkörper in

Berührung mit den Basen der Querfortsätze des zweiten Wirbels, indem das Zwischengewebe (Ligamentum intervertebrale), welches die beiden voneinander trennte, verschwindet; die beiden ersten Wirbel verschmelzen nun zunächst an den Berührungspunkten, hierauf schreitet die Verschmelzung nach der Mittellinie zu fort, bis alles Zwischengewebe verschwunden ist und die beiden Knorpelstücke sich zu einem einzigen, dem Epistropheus, vereinigt haben.“

Aus dem Vorgang der Verknöcherung (wenn dieser Punkt auch von Ludwig nicht erwähnt wird, so soll er hier kurz angedeutet werden!) ergibt sich ebenfalls eindeutig die Selbständigkeit der beiden Körper, wie Röntgenkontrollen in früher Embryonalzeit es neben histologischen Befunden bestätigen (Bade 1909). Zwar bestehen bezüglich der Frage der histologischen Differenzierung bei Beginn der Verknöcherung nicht unerhebliche Meinungsverschiedenheiten (siehe Junghans 1937, Schinz und Töndury 1943), aber um so einheitlicher ist die Auffassung über das eigene Knochenzentrum im Dens epistrophei.

Ich fasse zusammen: Nach unseren Befunden muß man auch der ersten blastematösen Verdichtung im Gebiete des späteren Dens eine Beziehung zur Chorda dorsalis zuschreiben. Diese als „Perichordalscheide“ bekannte Zellformation wird in die von den Seitenteilen ausgehenden Chordalfortsätze eingeschlossen, wodurch die Densanlage eine Verbindung mit der übrigen Atlasanlage herstellt. Das, was Ludwig unter der Bezeichnung „Dentalfortsatz“ beschreibt, kann nicht bestätigt werden, wobei nicht bestritten wird, daß Verdichtungszone mit cranialwärts gerichteter Orientierung — wie bei einem aktiven Geschehen erwartet werden kann — durchaus als Befund sich präsentieren könnten. Zugegeben wird, daß die in unserer Diskussion als Intervertebralscheibe definierte Zone in weit lateral gelegenen Paramedianschnitten nur noch minimal ausgeprägt erscheint. Andererseits besteht zwischen dieser Zone und den übrigen gleicher Funktion keine histologische Differenz, weshalb der Formulierung, sie „täusche nur eine Zwischenwirbelscheibe vor“, nicht beigeprägt werden kann. Vielmehr wird auf ein „Über-das-Ziel-Hinausschießen“ des schlagartig sich in Knorpelzellen umwandelnden Gebietes verwiesen, was in Zusammenhang mit der Spezifität dieser Region gebracht wird.

Alles in allem aber bin ich mit Ludwig der Ansicht (wenn

auch der genannte Autor diese Meinung nur indirekt zu erkennen gibt), daß die ontogenetischen Vorgänge allein nicht die Frage nach dem Ursprung des Dens klären können, oder zumindest nur unter Vernachlässigung einer Fülle von neuen Fragen. Deshalb sollen in Anlehnung an die von Ludwig durchgeführte Beweisführung auf den nächsten Seiten einige Bemerkungen zur vergleichend-anatomischen Seite des Problems folgen, sowie zur Frage der Variationen in diesem Gebiet. Für die ontogenetische Betrachtung aber gilt die Tatsache, daß die erste Zellverdichtung im Blastem des Dens epistrophei sich in einem „Körper-Bezirk“ zu erkennen gibt, wie auch die nachweisliche Beziehung zur Chorda dorsalis genügt, um die alte These als keineswegs erschüttert anzusehen, nach welcher es heißt: Der Dens ist der Körper des Atlas.

B. Zur Phylogenese

Es ist eine Erfahrungstatsache, daß man bei den Gegebenheiten bleiben kann, aber durch die bloße Auswahl dennoch interpretiert. In diesem Sinne hat Ludwig seine Arbeit über das Ontogenetische hinaus ins Phylogenetische erweitert. Diese Behauptung stützt sich auf die in der erwähnten Arbeit versuchte Beweisführung. Demgegenüber muß nachdrücklich vermerkt werden, daß es nicht angängig ist — und auch wohl sonst im allgemeinen nicht üblich — Einzelbefunde zu verabsolutieren. Mit ein oder zwei Sätzen können die in unermüdlicher Arbeit gewonnenen reichhaltigen Ergebnisse der älteren Literatur nicht erledigt werden. Bei derartigem Vorgehen muß notgedrungen der größte Teil dieser immensen Forschungsbefunde einfach ignoriert werden.

Es soll nun hier keinesfalls versucht werden, bis in die ersten phylogenetischen Anfänge der Wirbelsäulenentwicklung zurückzugehen; denn dieser Versuch könnte zu nichts anderem als zu einer kümmerlichen Auslese der großen Zusammenfassungen von Schauinsland und von Remane führen. Trotzdem möchte ich es als gleichermaßen wünschenswert wie folgerichtig ansehen, wenn nach den ontogenetischen Erörterungen einige Hinweise auf wichtige Daten der Phylogenese sich anschließen.

Schauinsland (1906) beginnt seine große Übersicht über „die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein“ mit der nachdrücklichen Feststellung: „Eine Schilderung der Wirbelsäule und ihrer Entwicklung müßte eigentlich auf physiologischer

Grundlage sich aufbauen, denn all die mannigfachen Umbildungen, die sie bei den verschiedenen Vertebraten erfährt, erfolgt stets im Zusammenhang mit oder in Abhängigkeit von den Aufgaben und Leistungen, deren Erfüllung ihr obliegt“... und Goette schrieb schon 1878 „...daß das ganze locomotorische Skelett aus Anpassungen an die zuerst vorhandenen aktiven Bewegungsorgane, die Muskeln hervorgegangen sei“. Beide Zitate zeigen in diesen wenigen Worten schon, in welcher Richtung die Versuche einer Erklärung zu gehen haben, die sich mit der eigentümlichen Formumbildung der ersten Wirbel beschäftigt; denn die Grundthese der eben skizzierten Ansicht, daß nämlich die Funktion das entscheidend Primäre ist, dürfte heute allgemein akzeptiert sein. Wie aus der Ontogenese das Grundprinzip der Wirbelsäulenentwicklung in der Phylogenese auch bei den höheren Tierformen noch abzulesen ist (ich erinnere an die „Stufen“ der Entwicklung, die als „häutiges, knorpeliges und knöchernes Skelet“ bezeichnet werden, wobei jede „Stufe“ für sich Endbildung bei den entsprechenden niederen Vertebraten darstellen kann [Schauinsland 1906]), so kann die Entwicklung der ersten Halswirbel bei den Amnioten nur als Umbildung aus dem „embolomeren oder rhachitomen Stadium“ der „Urwirbel“ verstanden werden (Bardleben 1900, Remane 1936). Beide Wirbel — Atlas und Epistropheus — zeigen in der Ontogenese noch isoliert ihre „Konstituenten“, die ebenso noch an ihren Endprodukten mehr oder weniger einzeln abgelesen werden können. „Although these anterior vertebrae are... the oldest of all vertebrae, contemporary with the formation of the first axial joint, they retain to a great extent their component parts in the separate temnospondylous condition, and in this respect are the youngest of all vertebrae and as such are still in the experimental stage, their constituent cartilages showing a surprising difference in combination and permutation; permutation, since one or more units may be vanishing point, while the remainder combine in various ways“ (Gadow 1933). Bei Betrachtung des Geschehens vom eben skizzierten Standpunkt aus bleibt es unerörtert, und für die weitere Erklärung auch unerheblich, inwieweit eine Homologisierung der Sclerotomviertel mit den am aspondylen Stadium als Interdorsale und Basidorsale, Interventrale und Basiventrals bezeichneten Teilen möglich ist; ebenso spielt hier die Art und Weise der Wirbelkörperentwicklung, die als chorda-, arko- oder autozentral,

in den meisten Fällen nach dem sog. Kombinationsmodus (beim Menschen siehe erster Teil!) beschrieben wird, keine wesentliche Rolle. Wichtig für unsere Betrachtung sind zunächst nur zwei Punkte: 1. Das Prinzipielle im Bau eines Wirbels bei den Überlegungen im Auge zu behalten und 2. die Tatsache zu berücksichtigen, die sich aus den wichtigen Befunden ablesen läßt, die Schauinsland an *Amia* erhoben hat und die zusammengefaßt etwa folgendermaßen lauten: Aus den Grundelementen der ontogenetisch bei *Amia* klar und eindeutig erkennbaren Wirbelanteilen gestaltet sich die Schwanzwirbelsäule nach Art eines solch vielgestaltigen Umbildungsmodus, daß man zuerst den Eindruck gewinnt, als ob „dort bei der Wirbelbildung geradezu Willkür“ geherrscht habe, „da fast alle überhaupt nur denkbaren Fälle von Verschmelzungen und Reduktionen, sowohl bei den Bögen als auch bei den Wirbelkörpern, zur Anwendung kommen“. Es erscheint nur wie eine planvolle Fortführung eines einmal erworbenen Prinzips, wenn auch bei den ersten Halswirbeln (in Analogie zum vorhin Erwähnten), unter dem Einfluß der Funktion aus den ursprünglich vorhandenen, im ersten Stadium der Entwicklung voneinander getrennten, Elemente, die verschiedenartigsten Kombinationsformen sich realisieren, so daß z. B. der Epistropheus der Amnioten als ein Wirbel von „eineinhalb bis nahezu zwei Segmentlängen“ aufgefaßt werden muß (Remane). Es ist deshalb nicht einzusehen, wie aus der Annahme, daß die Entwicklung des Dens beim Menschen eine andere sei, die Negierung des Kernstückes der Homologie — ventraler Bogen des 1. Wirbels = Hypocentrum des 1. Wirbels, Zahnstück des Epistropheus = Pleurocentrum des Atlas — auch nur den Anschein einer Berechtigung erfahren soll.

Diese Grundtatsache der „Verschmelzungen und Reduktionen“ wurde auch der theoretische Leitgedanke bei der Erforschung der Fragen, die im Zusammenhang mit der Umbildung des sog. Proatlas sich stellten. Und da dieses Problem in gewisser Weise in Parallele zu dem unseren gesetzt werden kann, soll es hier mit wenigen Worten umrissen werden. Die Klärung der im Grenzbereich des Kopfgebietes herrschenden Verhältnisse bedurfte vieler Untersuchungen, bis die schon seit Meckel und Rathke u. a. als „kleines niedriges Bogenstück“ oder „oberes Schlußstück“ bekannten Einzelteile in einen sinnvollen Zusammenhang eingeordnet werden konnten. (Ich erinnere an die vielen Arbeiten

über die im Bereich der Kopf-Rumpfgrenze vorliegenden Nervenverhältnisse, wie die von Albrecht, Froriep und Beck, Fieandt u. a.). Albrecht (1880) sprach zum erstenmal von einem Wirbel. Auf ihn geht auch die Benennung dieses Wirbels als „Proatlas“ zurück. Weitere Forschungen in der gleichen Richtung (Cornet 1888, Dollo 1889, Baur 1895, Inhelder 1910, Jaekel 1912, de Burlet 1913, Hayek 1927, Bystrow 1933 u. a.) führten dann zur Auffindung des als Proatlas deklarierten Wirbels, und zwar bei den verschiedensten Vertretern der Vertebratenreihe, wie Crocodilia, Rhynchocephalia, Lacertilia und Mammalia (z. B. Erinaceus) bis hinauf zum Menschen. Man kann also sagen, daß auch im Falle des Proatlasproblems, wie uns der historische Weg zeigt, erst dann eine endgültige Klärung möglich war, als man daranging, die Ergebnisse der Forschungen unter den bei der Entwicklung der Wirbelsäule bestimmenden, vorhin in zwei Punkten zusammengefaßten, Prinzipien zu sehen. Heute sieht man in dem im Ligamentum apicis dentis häufig sich darstellenden isolierten Knochenkern den im Einzelfall sich mehr oder weniger komplett manifestierenden Körper des Wirbels, der als Proatlas bezeichnet wird.

Wird nun die oben in kurzen Worten wiedergegebene Anschauung mit Recht vertreten, so müssen aus der vergleichenden Anatomie Beispiele herangezogen werden können, die beweisen, daß die veränderte Funktion eine veränderte Modifikation in der Zusammensetzung der Grundelemente von Atlas und Epistropheus ergibt. Wie man dabei im einzelnen sich den Wirkungsmechanismus der funktionellen Beanspruchung auf die Form vorzustellen hat (Virchow [1919] spricht von einer „Lösung des Bogens des ersten Wirbels vom Zahnstück“), ist bei unserer Betrachtung unerheblich. Auch brauchen die angeführten Beispiele in keinem Falle „die ursprüngliche Selbständigkeit des Zahnfortsatzes“ zu bestätigen, wie Jaekel (1912) es noch forderte, wobei er „ursprünglich“ im phylogenetischen Sinne verstand. Es braucht nur gezeigt zu werden, daß der Teil, der uns als Zahn bei der menschlichen Wirbelsäule imponiert, gemäß seiner Entstehung als Pleurocentrum, auch bei entsprechender funktioneller Gegebenheit sich wie die übrigen „Körper“ der Wirbel verhalten kann, d. h. eine Verbindung mit seinen Neuralia zeigt und, da der 1. Wirbel noch das Hypocentrum meist stark entwickelt vorweist, auch mit diesem fest verwachsen ist.

Ehe wir Beispiele anführen, muß noch folgendes grundsätzlich festgehalten werden: Die Umbildung der Cervicalregion steht einmal unter der formbestimmenden Einwirkung durch die Ausbildung des Kopfgelenkes, wobei in bezug auf den Atlaskörper die Drehbewegung und die sagittale Flexion eine besondere Rolle spielen (Virchow 1922). (Die Untersuchungen von Gaupp [1908] geben uns Einblick in die Vielgestaltigkeit gerade dieser Kopfgelenkausbildung in der Tierreihe.) Zum anderen wird die Form der Halswirbelsäule entscheidend bestimmt durch die Lebensart der jeweiligen Tierspezies (z. B. der schwimmenden und grabenden Formen), wie mehr oder weniger weitgehende Verwachsungen in der Halsregion es immer wieder demonstrieren. Und schließlich werden die Auswirkungen aller ontogenetischen Momente auf die Endform gefördert durch die Tatsache der relativ späten endgültigen Verknöcherung in der Entwicklung, „so daß sich hier der Knorpel lange erhält und damit die Möglichkeit bietet, embryonale Zustände auf das erwachsene Tier zu übertragen“ (Jaekel 1904).

Schon in der Paläontologie stößt man auf wichtige Tatsachen, die den angenommenen theoretischen Axiomen nicht nur nicht widersprechen, sondern sie geradezu fordern. So zeigen Skelette primitiver Dinosaurier aus der oberen Trias die Neuralia des Atlas als paarig getrennte Stücke und den Zahnfortsatz nicht synostotisch dem Epistropheuskörper angefügt. Die rauen Grenzflächen sowohl am Zahn, wie auf der cranialen Seite des Epistropheuskörpers, lassen eine Verbindung durch Knorpelmassen vermuten (Jaekel 1912). In der Beschreibung des Befundes fährt der Autor dann fort: „Die permanente Ablösung des Zahnfortsatzes von dem Epistropheus ist nichts neues: Dollo, Gadow, Koken und ich haben schon früher diesen Umstand hervorgehoben, der die embryologische Anlage dieses Stückes als selbständiges Knochenelement bestätigt.“ Auch die Form des von Jaekel beschriebenen Zahnstückes selbst ist bemerkenswert, zeigt es doch „wie echte Wirbelkörper eine ventrale Einbuchtung“. Bei *Metriorhynchus* ist der *Processus odontoides* durch eine Nahtgrenze deutlich vom Epistropheus getrennt (Jaekel 1904). Ebenso verhält es sich bei *Enaliosochus macrospondylus*. Bei *Crocodylus Ebertsi* aus dem Oligozän ist der Körper des Atlas „völlig frei“ und hat sich nicht zum Dens epistrophei entwickelt (Koken 1883). Diese Beispiele aus der Paläontologie mögen genügen. Sie

zeigen, wie gerade die fossilen Funde immer wieder Veranlassung geben, dieses Knochenstück des Processus odontoides als vollwertigen Wirbelkörper aufzufassen.

Gewisse Reptilienformen, wie Alligatoren und Schildkröten, weisen den Zahnfortsatz auch noch bei älteren Tieren getrennt vom zweiten Wirbelkörper auf, so z. B. *Cycloderma frenatum* (Virchow 1927). Auch bei Eidechsen (*Varanus*) erkennt man die sekundäre Verschmelzung des Dens mit dem Körper des zweiten Wirbels noch an einer feinen Fuge zwischen den beiden Gebilden (Virchow 1927). Überhaupt zeigt der erste Wirbel — ganz abgesehen von den uns hier interessierenden Fällen — eine Fülle von Formmodifikationen, wie z. B. die Lücke im vorderen Bogen oder sein Fehlen bei einigen Beuteltierarten usw. (Weber 1927).

Um die angeführten Auszüge aus der Literatur zu ergänzen, wurde die Skelettsammlung unseres Institutes durchgesehen, wobei vor allem die Skelette einer genaueren Inspektion unterzogen wurden, die von Tieren stammen, die sekundär zum Wasserleben zurückgekehrt sind. Die paläontologischen Befunde an großen Meersauriern (wie Plesiosauriern und Ichthyosauriern) ließen vermuten, daß hier auf Grund der Beweglichkeitsverminderung in der Halsregion die Elemente des Atlas in anderer Kombination, als der gewohnten aufzufinden seien, wie auch Jaekel (1912) von den Plesiosauriern berichtet, daß bei ihnen „der Dens epistrophei wieder den Charakter eines Wirbelkörpers angenommen“ hat und „auch wieder seine Neuralia und Rippen“ trägt. Hier das Ergebnis:

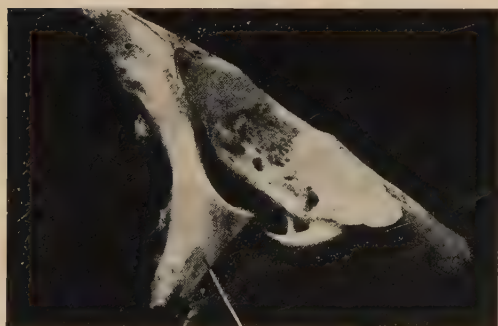
Abb. 10 a und b zeigen den Atlas von *Phocaena communis* (S. Nr. V—XII — 152). Der Atlaskörper mit seinen Massae laterales erinnert in seiner Form an eine Schüssel. Hier ist der Körper so umgestaltet, daß niemand — auch bei wohlwollendster Betrachtung nicht! — einen Anklang an die „Zahnform“ entdecken kann. Diese Gestalt des Atlas (ob in der Körperpartie auch das Hypocentrum einbezogen ist, läßt sich nicht entscheiden, darf aber wohl angenommen werden!) wird nach hinten durch die Neuralbögen abgeschlossen, die mit dem Körper ohne Nahtverbindung vollkommen fest vereinigt sind. In der Breite überragt der Atlaskörper nur um ein geringes die Körper der übrigen Halswirbel, mit denen er außerdem bis zum 5. einschließlich synostosierte ist. Der Vollständigkeit halber soll noch hinzugefügt werden,

daß das Tuberculum dorsale mit dem Processus spinalis des 2. Wirbels schildförmig ausgezogen ist, so daß alle anderen Processus bis einschließlich des 5. von diesem Gebilde dachziegelartig bedeckt werden. Nur die Neuralbögen der fünf Wirbel sind untereinander nicht synostosiert.



Atlaskörper

Abb. 10a. *Phocaena communis*. Atlas von cranial.
Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert

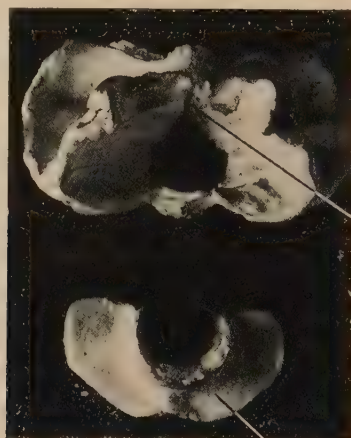


Schildförmig verbreitetes Tuberculum dorsale atlantis

Abb. 10b. *Phocaena communis*. Atlas von dorsal.
Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert

Unter den Skeletten unserer Marsupialier fand sich bei *Chironectes yapok* (S. Nr. V—XII — 137) ein ähnlich geformter Atlas. Auch hier ist die Vorderfläche des 1. Wirbels mit dem Epistropheus fest verbunden und auch hier hat der „Dens“ nichts, was an einen „Zahn“ erinnern könnte; denn er ist wie im vorigen Falle mit den übrigen Teilen des 1. Wirbels nach allen Seiten verwachsen und muß somit als normaler Wirbelkörper angesprochen werden. Die Dornfortsätze und das Tuberculum dorsale atlantis sind untereinander verbunden, und zwar dergestalt, daß sie zusammen einen senkrecht hochgestellten Knochenkamm aus-

machen. Die Neuralbögen sind auch hier frei, lassen aber Reste bindegewebiger Membranen zwischen sich erkennen. (Da der Wirbel eine stark verkleinerte Form des vorhin besprochenen wiedergibt, kann auf eine Abbildung verzichtet werden.)



Körperzone des Atlas

Epistropheus

Abb. 11a. *Poephagus grunniens*. Atlas und Epistropheus von cranial. Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert

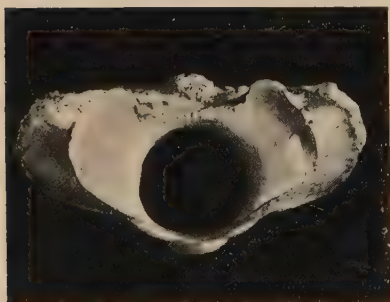
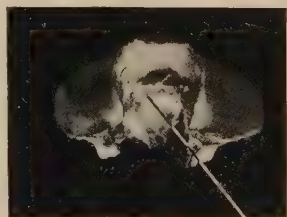


Abb. 11b. *Poephagus grunniens*. Atlas von caudal. Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert



Verknöcherungszone zwischen Dens epistrophei und 2. Halswirbel

Abb. 11c. *Poephagus grunniens*. Epistropheus von dorso-cranial. Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert

Eine ganz andere Form dagegen demonstriert uns die obere Halswirbelsäule vom Yak (*Poephagus grunniens*, S. Nr. V—XII — 250). Wenn hier die beiden obersten Wirbel auch schon in verstärktem Maße an die Verhältnisse bei den übrigen Säugern erinnern, so sind sie doch insofern nicht uninteressant, als sie gleichsam einen Übergang zu der bekannten Form darstellen. Der 1. Wirbel ist hier ungemein groß (Abb. 11) und hat in dorso-ventraler Sicht beinahe die Gestalt eines Os sacrum. In der Auf-

sicht, also von cranial, zeigt der Atlas ungefähr eine normale Wirbelform, d. h. Körper, Seitenfortsätze und Neuralia sind alle untereinander, wiederum ohne Trennungsandeutungen synostosierte. Der Durchmesser des Wirbelkörpers (+ hypochondaler Spange?) beträgt 2,5 cm. Von caudal, in gleicher Richtung gemessen, liest man 1,5 cm ab. Die Differenz von 1 cm erklärt sich, wenn man den Durchmesser des Zahnstückes gemessen hat, der 1 cm zählt, und zwar an seiner dicksten Stelle, das ist an der Stelle der Verbindung mit dem Epistropheus. Dieses Zahngebilde sitzt wie ein Halbkreis, d. h. schalenförmig auf dem Epistropheuskörper und nimmt von seiner Basis nach oben zu ganz wenig ab. Die Linie der Verknöcherungszone zwischen ihm und dem Epistropheus ist auf der Innenseite noch angedeutet¹⁾. Setzt man beide Wirbel entsprechend ihren Gelenkflächen aufeinander, so sieht man, daß der Zahn ungefähr bis zur Höhe der Mitte der Atlasvorderfläche reicht. Je mehr man beide Wirbel in dieser zusammengesetzten Form betrachtet, um so mehr wird man an die von Virchow geäußerte Meinung erinnert, die besagte, daß sich aus einer ursprünglichen Verschmelzung beider Wirbel durch die Drehfunktion der Atlasbogen erst nachträglich aus der Concrezierung gelöst habe. Und für unseren Fall müßte man hinzufügen, daß die Drehung den vollen Effekt nicht erreicht habe, sondern nur ein „Teilstück“ vom Körper losgedreht sei. Ich füge hinzu, daß ich nur meinen Eindruck vermitteln möchte, und ich selbst nicht geneigt bin anzunehmen, in meiner vorhin gegebenen vereinfachenden Darstellung den tatsächlichen Vorgang rekonstruiert zu haben. Wichtig ist ja für unsere Betrachtung auch nur festzustellen, daß hier das ganze Körpermaterial des Atlas bei der Zahnbildung nicht „aufgebraucht“ wurde; denn der „Rest“ findet sich an der Stelle für „normale“ Wirbelkörper wieder, und beide zusammen, „Restkörper + Zahn-Schale“, ergeben im Gesamtdurchmesser ebenfalls 2,5 cm.

Gerade in den Tagen, da ich unsere Skelettsammlung durchsuchte und auf die eigentümliche Form der oben beschriebenen Wirbel gestoßen war, überließ uns der Kölner Zoologische Garten ein Wisent ♀ (*Bison europaeus*, 1 1/2 Jahre alt, Vater rein, Mutter 7/8), das, wie sich bei den Untersuchungen herausstellte, genau die gleiche Gelenkform wie die eben geschilderte aufweist.

¹⁾ Da der Kopf des Tieres im Bereich des Epistropheus abgesetzt wurde, fehlt der untere Teil dieses Wirbels.

Diese wenigen Beispiele ließen sich sicher bei ausreichend vorhandenem Material beliebig vermehren. Ich glaube aber, daß aus ihnen soviel wenigstens abgelesen werden kann, daß vergleichend-anatomisch gesehen, so ohne weiteres nicht die alte These — Dens = Körper des Atlas — umzustößen ist.

C. Variationen

Variationen im Bereich der Wirbelsäule sind seit langem bekannt und immer mit besonderem Interesse beobachtet und veröffentlicht worden. Dabei ging es zunächst weniger um die Aufstellung gemeinsamer Thesen, als um eine genaue Beschreibung der Fakten. Aber schon aus dieser Art der Berichterstattung ließ sich sehr schnell das Fazit ziehen, daß an der Wirbelsäule gewisse „Regionen“ als Praedilektionsstellen für Variationen angesehen werden mußten. Unter ihnen hat die cranio-vertebrale Grenzzone einen wichtigen Platz. Im Laufe der Zeit kristallisierten sich immer deutlicher gewisse mehr oder weniger „typische“ Formen der Variationen heraus, wobei der einen, zunächst wohl der Systematisierung zuliebe, ein mehr regressiver, der anderen ein progressiver Charakter zugesprochen wurde.

Die sog. Atlasassimilation wurde nach Bystrow (1934) zuerst von einem Schüler Vesalius beschrieben, von Realdo Colombo. Heute lassen sich aus der Literatur beinahe alle erdenklichen Formen des Überganges bis zur kompletten Vereinigung des Atlas mit dem Hinterhaupt belegen, ebenso wie die ersten Zeichen einer Reduktion, sei es des vorderen oder des hinteren Bogens, bis zur einseitigen oder beidseitigen Verknöcherung (Boxhammer 1861, Schiffner 1878, Macalister 1893, Langerhans 1890, Grimme 1904, Bolk 1902, 1906, Kollmann 1905, Schwerz 1908, Weigner 1912, Gladstone und Erichsen-Powel 1915, Heidsieck 1925, Tramontano-Guerriore 1927, Monteiro und Tavares 1928, Green 1930 u. a.).

Die zweite große Gruppe wurde unter dem Begriff der „Manifestation des Occipitalwirbels“ eingeordnet, als deren Kennzeichen im Verlaufe der Forschungsarbeit sich immer mehr „Symptome“ herausstellen ließen, wie Condylus tertius, Canalis intraoccipitalis, Tubercula basilaria, Processus paracondylicus s. paramastoideus, Canalis hypoglossi bipartitus, Labia foraminis magni anteriora et posteriora usw., um nur einige aus der Vielzahl zu nennen. (Zur

Literatur: Kollmann 1905, 1907, Swjetschnikow 1906, v. Schumacher 1907, Dwight 1909, Smith 1909, Guerri 1911, Verhoef 1914, Oetteking 1923, Gladstone 1924, Hayek 1926, Koblmüller 1930, Sauser 1935, Franchi 1946, Tischendorf 1952 u. a. Die ausführlichste Zusammenfassung beider Probleme bei Ingelmark 1947.)

Hatte man zuerst geglaubt, die Schwankungen im Bereich der Norm sei ein Vorrecht der menschlichen Anatomie, so mußte man diese Annahme recht bald korrigieren, als nämlich ähnlich gelagerte Fälle aus der Säugetierreihe veröffentlicht wurden, so von Vram (1903) beim Affen, Kollmann (1907) beim Wolfshund u. a. (Hayek 1927: weiße Maus, Bystrow 1934: Robbe, und Edland 1946: Pferd.)

Ich glaube, daß es überflüssig ist, im einzelnen auf das Für und Wider in den Anschauungen über diese Variationsformen einzugehen. Der Meinungskampf um die Ätiologie ist auch heute noch nicht zugunsten einer Seite klar entschieden. Dennoch darf es als gesichert angesehen werden, daß es nach Ausscheiden der Fälle, die pathologischen Vorgängen zuzuordnen sind (wie luetischen, tuberkulösen oder arthritischen Prozessen) und denen, die nach wie vor sich nicht rubrizieren lassen, noch genügend Fälle übrig bleiben, die eine nur anatomische, d. h. embryologische oder vergleichend-anatomische, Diskussion zulassen. Ob in diese Kategorie auch die Fälle gehören, die eine Manifestation gekoppelt mit einer Assimilation aufweisen (Swjetschnikow 1906 u. a.), sowie die, die Synostosierungen im Bereich der Wirbelsäule unterhalb des Atlas zeigen (Glaesmer 1910, Sieck 1923, Heidsieck 1925, Nayek 1930), muß offen bleiben. Diese Fälle aber sind seit der Arbeit von Klippel und Feil (1912) fast ausschließlich in die klinische Interessensphäre gerückt. Allerdings wurden auch die „rein anatomischen Fälle“ in gewissem Umfang von Zeit zu Zeit klinisch beleuchtet (Richard-Girard-Bonnet-Replumaz 1949), vor allem unter dem Gesichtspunkt der röntgenologischen Beobachtungen (Hönscheid 1940), blieben aber für die Fragestellung, ob sie als ätiologische Faktoren bei bestimmten klinischen Erscheinungen eine Rolle spielen könnten, nur vorübergehend aktuell (so sahen z. B. Sommer 1883 und Langerhans 1890 hierin die Ursache für die Epilepsie).

In die vergleichend-anatomische Betrachtung konnte die Vielgestaltigkeit der Variationen erst überzeugend eingeordnet werden,

als es gelang, sie in Beziehung zu setzen zu der Erkenntnis, „daß die Occipitalregion als ein ehemals gegliederter Abschnitt im Gegensatz steht zu dem übrigen Cranium“ (Gaupp 1906), eine Erkenntnis, die ihre schärfste Formulierung schon durch Fürbringer (1897) erfahren hatte. Andererseits war es auch hier nötig, sich daran zu erinnern, daß der Körper des Occipitalwirbels „geradeso wie derjenige des Atlas von seinen anderen Teilen getrennt ist“ (Swjetschnikow 1906), d. h., daß man bei der Diskussion der Befunde vom „ursprünglichen“ Zustand der getrennten Wirbelelemente, seinem vorderen Bogen, Seitenstücken, hinteren Bögen und Körper, auszugehen und die besondere Lage der Chorda dorsalis in diesem Gebiet in jedem Einzelfall zu berücksichtigen hat (Froriepp 1882, F. und I. P. Tournoux 1912). Ausgehend von der neuen Ansicht über den „gegliederten“ vertebralen Abschnitt des Craniums wurde Bolk zum Initiator der theoretischen Erörterung einer progressiven Tendenz zur Umbildung dieses Wirbelsäulenbezirkes beim Menschen, die er vor allem aus den so häufigen Reduktionserscheinungen am Atlas glaubte ableiten zu können, so daß der Vorgang, angefangen von der Reduktion bis zur vollen Assimilation des Atlas eine „Teilerscheinung eines allgemeinen Prozesses, nämlich der Reduktion des 1. Halssegmentes“ sei. Hier mündet der wissenschaftliche Streit um die Variationen ein in das große alte Problem des „Wirbeltierkopfes“ (Stöhr 1880, 1882, Froriepp 1882, Sagemehl 1884, Rosenberg 1894, Sewertzoff 1897, Gaupp 1900, Veit 1947, u. a.), das auch heute noch ein zentrales Problem der ganzen vergleichenden Anatomie darstellt. Entscheidend aber war und ist — dies muß hier besonders unterstrichen werden, da es in der zur Debatte stehenden Polemik ausschlaggebend ist — daß alle Versuche einer Deutung und Einordnung des so reichhaltigen Materials über Variationen im Grenzbereich von Kopf und Rumpf in Richtung auf die Kopfentwicklung und einer damit in Verbindung stehenden Umbildung der Cervicalregion hinzielen, d. h. schließlich hinführen zur Frage der „Regionenbildung“.

Diese Behauptung bildet die Grundlage für alle weiteren Überlegungen. Das Thema „Regionenbildung“ ist heute noch keineswegs abgeschlossen, trotz der fast unübersehbaren Anzahl von Veröffentlichungen, die dieser Frage gewidmet ist (Rosenberg 1875, 1907, v. Ihering 1878, Welcker 1878, Adolphi 1892, 1898, Leboucq 1894, Frets 1911, Peters 1927, Hayek 1929,

Kempermann 1929, Kühne 1931, 1936, Veit 1947 u. a.). Was bisher als allgemeine Auffassung angesehen werden kann, ist, daß „ganz verschiedene Faktoren für die Ausbildung der einzelnen Regionen in Frage kommen, woraus wir ohne weiteres schon schließen können, daß auch die Abweichungen von dem Lehrbuchschema auf ganz verschiedene Ursachen zurückzuführen sein werden“ (Veit 1947). Während, um nur ein Beispiel zu nennen, Kempermann (1929) zeigen konnte, daß bei Variationen der Wirbelsäulengliederung an der Grenze von Cervical- und Thoracalregion „die ontogenetische Wanderung der Anlagen der Extremitäten“ von großer Bedeutung ist, spielen bei „Norm“-Abweichungen im Kopf-Rumpfgrenzgebiet ganz andere Gründe mit hinein. In der Hals-Brustregion sind es „andere Vorgänge, die hier eine Rolle spielen, als bei der Ausbildung der Kopf-Rumpfgrenze, so daß es nicht möglich ist, bei beiderlei Regionenschwankungen durch das gleiche spezielle Prinzip eine Erklärung zu finden“ (Veit 1947). Bystow (1931), der in anderem Zusammenhang die gleiche Frage erörtert, meint noch, daß er „solche Erscheinungen, wie *Assimilatio atlantis* und *Manifestio proatlantis* an der Occipito-Cervicalgrenze und *Sacralisatio vertebrae lumbalis quinti* und *Lumbalisatio vertebrae sacralis primi* an der Lumbo-Sacralgrenze als analog betrachtet“, obwohl der Verfasser selbst die beiden Vorgängen zugrundegelegte einheitliche Ursache „der Aufrechterhaltung der Wirbelsäule“ als nicht stichhaltig verwirft.

Nun spielen aber — und dies ist der zweite wichtige Punkt — in die Entwicklung der cranio-vertebralen Abgrenzung zwei getrennte Wirkfaktoren hinein, 1. das Aneinandervorbeischieben von Kopf- und Rumpfteilen, wodurch folgerichtig die Grenze zwischen Kopf und Rumpf eine „fließende, unscharfe“ werden muß (Veit 1947), 2. die Ausbildung des Kopfgelenkapparates in Verbindung mit der durch die Lebensweise der jeweiligen Tierspezies bedingten Aufgabe der Halswirbelsäule. Alle Stufen aber, die auf dem Weg von der Isolierung des einen bis zur mehr oder weniger vollständigen Konkreszierung des anderen Wirbels in den Variationsformen durchschritten werden, müssen — mit den nötigen Vorbehalten — Punkt 1, dem Aneinandervorbeischieben von Kopf und Rumpf also, zugeschrieben werden. (Schiffner [1878] kommt bei Untersuchungen der „Architektur des Schädelgrundes“ zu ähnlichen Überlegungen.)

Die Umgestaltung des Atlaskörpers zum Dens epistrophei aber gehört, wie wohl niemand bestreiten wird, in die andere Rubrik. In dieser Trennung aber ist nun der Ansatz zur Ablehnung der durch Ludwig aufgestellten Behauptung zu sehen; denn aus der Tatsache, daß bei allen Variationen, die dem genannten Autor aus jenem Gebiet bekannt waren, nicht eine auf die Form des Dens als Atlaskörper hinweist, kann eine solch weitgehende Folgerung (...also ist der Dens nicht der Körper des Atlas!), wie Ludwig es in seiner Arbeit getan, nicht gezogen werden. Ich meine sogar, betrachtet man die Folgerung Ludwigs an sich, ohne sie auf vorbezeichnetem Weg als völlig unhaltbar aufzudecken, so wäre sie auch nicht ohne weiteres beweisend; denn sie bedeutete doch im Analogieschluß grob ausgedrückt folgendes: Die Chorda dorsalis z. B. kann sich nicht aus dem Darmepithel ausgeschaltet haben, weil bisher noch nie Chordome im Darmbereich bekannt geworden sind. Bei dieser Aussage würde noch nicht einmal Nicht-Vergleichbares in Beziehung zueinander gesetzt, was der Beweisführung Ludwigs vorgeworfen werden muß.

Nach dieser Klarstellung bleibt als letztes zu untersuchen, inwieweit überhaupt der Satz — „ein vom Epistropheus getrennter oder mit dem Atlas verbundener Zahn ist nie beschrieben worden“ — als solcher mit den im Schrifttum niedergelegten Befunden übereinstimmt. Hier kann Ludwig der Vorwurf der unvollkommenen Literaturkenntnis nicht erspart werden. Ich gestehe allerdings zu, daß ich die ersten Mitteilungen in der klinischen Literatur fand, wo sie unter der Rubrik „Mißbildungen“ nachzulesen sind. Dies ist nicht so sehr verwunderlich, denn all diese Formen und Spielarten der Natur imponieren „am Phänotypus als echte Mißbildungen“ (Kallius 1931), und gerade die Klinik wird bei dem Umfang, den die Röntgenologie in der Diagnostik gewonnen hat, bei einigermaßen sorgfältigen Beobachtungen immer wieder auf Wirbelsäulenvariationen hingelenkt werden und gezwungen sein, sie zu diskutieren (Geipel 1932, 1935). Daß dabei ausgedehntere Reduktionen als Ausfallerscheinungen vornehmlich in die Augen springen, versteht sich von selbst. Aber auch in diesen Abhandlungen, die sich vornehmlich mit Offenbleiben und Fehlen der Atlasbögen befassen, betont Geipel sehr nachdrücklich, daß man beim Analysieren des Röntgenbildes damit zu rechnen hat, daß eine „schmale Knorpelfuge“

oft und ziemlich lange zwischen Dens epistrophei und Os terminale (Bergmann 1845, heute: Corpus proatlantis) bestehen bleiben kann, genau so wie an der bekannten Stelle die „knorpelige Verbindung zwischen Zahn und Körper des Epistropheus, welche nichts anderes darstellt als eine unvollkommene Bandscheibe“ während des ganzen Lebens oft bestehen bleibt (Geipel 1935, Keith 1949). Und der Verfasser fügt noch hinzu, es sei die „klassische Stelle“ für Frakturen, was ihm beweist, daß eine gewisse Schwäche daselbst zurückbleiben kann“. Diese Feststellung ist von großer Bedeutung, denn sie läßt keinen Zweifel zu, daß der Dens als ein vom Epistropheuskörper getrennter selbständiger Knochen während des ganzen Lebens persistieren kann. Bestärkt wird diese Annahme durch die Befunde Rathkes (1934), der auf ganz anderem Untersuchungsweg zu ähnlichen Ergebnissen kommt. Nach seinen Untersuchungen findet man „recht häufig in dem Epistropheus an der Grenze zwischen Körper und Zahn einen ungefähr reiskorngroßen, ovalen, grauweißlichen, makroskopisch scharfrandigen Knorpelrest, welcher sich leicht aus der Spongiosa herausheben läßt“ und den Untersucher immer wieder darauf hinweist, „daß es sich hier um einen Rest einer zugrundegegangenen Zwischenwirbelscheibe handelt“. (Gleichlautende Ergebnisse schon bei H. Müller 1858.)

Wie im vorhergehenden schon kurz angedeutet, spielen im Symptombild der Systemerkrankung nach Klippel-Feil die mannigfaltigsten Variationsbilder der Halswirbelsäule eine wichtige Rolle (Mau 1924, Heidecker 1928, Aschner u. Engelmann 1928, Feller u. Sternberg 1932...). In fast der gesamten, dieses Krankheitsbild abhandelnden, Literatur ist der Fall von Crouzon et Liège (1928) bekannt, der — dem Klippel-Feilschen Krankheitsbild zugeordnet — bei der Röntgenkontrolle ergab, daß der Atlas „im Gegensatz zur Norm einen Wirbelkörper“ aufweist, wobei der „Dens epistrophei fehlt“ (Stenvers 1936).

Man könnte versucht sein, diesen klinischen Fall zu ignorieren, indem man sich etwa auf den Standpunkt stellt, daß eine Variation im Rahmen einer solch ausgedehnten „Mißbildung“ für das hier erörterte Thema keine Beweiskraft habe. Jedoch hätte solche oder ähnliche Argumentation nur einen Sinn, wenn man sich über die Ätiologie einer Systemerkrankung klar wäre und wenn

in dieser Erkenntnis das rein pathologische Moment seinen beherrschenden Platz hätte. Solange das nicht der Fall ist — und bis heute ist es das nicht! — kann diese Art der Beweisführung niemals sinnvoll sein. Selbst aber, wenn der erwähnte Fall als „nicht zulässig“ ausgeschaltet wird, bleibt aus der anatomischen Literatur genug, um meinen Einwand zu belegen. So hat z. B. F i s c h e l (1906) einen Fall beobachtet, der hierher gehört: „Der Zahn des Epistropheus ist mit dem vorderen Bogen des Atlas verwachsen.“ Ähnlich lautet die Mitteilung von S m i t h (1907): „Fusion of odontoid process of the axis to the atlas, of which it is morphologically the centrum, is not unknown, but in all the recorded instances of this form of ankylosis the odontoid process had become separated from the body of the axis.“ Und H u n t e r (1923) formuliert die Beschreibung seines auffallenden Befundes so: „The odontoid process is separated from the axis and is incorporated in the atlas as its centrum. This body lies between the anterior and the lateral masses and is perfectly continuous with them, there being no markings on the surface, which would indicate lines of fusion“. Und zum näheren Beweis fügt er in einer Fußnote bei: „An X-ray photograph shows that while the centrum is denser than the other parts of the atlas, there are no cavities between it and them“. Wenn auch diese wenigen Beispiele aus dem Schrifttum für uns genügen, so möchte ich doch vermuten, daß sich noch weit mehr ähnlich gelagerte Fälle auffinden lassen. Diese Behauptung ist nicht so kühn und unbegründet, wie sie auf den ersten Blick aussieht, da sie sich auf eine Arbeit von C a v e (1929) stützen kann, in der, zwecks Aufstellung einer Klassifikation der im Halswirbelsäulenbereich vorkommenden Variationsformen, der Autor diese Tabelle mit folgender Gruppe beginnt: „Group 1. Fusion of the separated odontoid process with the ventral atlantal arch.“

Diesen Fakten ist eigentlich nichts mehr hinzuzufügen, es sei denn die Schlußbemerkung, daß es nach dem Gesagten nicht erlaubt ist, die beiden verschiedenen Variationskomplexe zum Zwecke einer nachfolgenden Conclusio in Beziehung zueinander zu setzen und daß die Behauptung, ein vom Epistropheus irgendwie getrennter Zahn oder ein mit dem Atlas verbundener „Körper“ sei nie beschrieben worden, einfach den Tatsachen widerspricht.

Somit ergibt sich auch aus dem Literaturstudium über Variationsformen keine Berechtigung zur Verneinung der alten These: Der Dens epistrophei ist der Körper des Atlas.

Zusammenfassung

An Hand von Schnittserien aus unserer embryologischen und Beispielen aus unserer Skelettsammlung wird zu der in der Arbeit von Ludwig (1953) aufgestellten These, daß der Dens epistrophei nicht der Körper des Atlas sei, Stellung genommen. Ferner wird untersucht, inwieweit die Behauptung Ludwigs, eine Variation, bei der der Dens eine Verbindung mit dem Atlas zu erkennen gebe, sei nie beschrieben worden, mit den Befunden im Schrifttum übereinstimmt.

Literaturverzeichnis

Adolphi, H.: Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. S.-B. naturf. Ges. Univ. Dorpat 1892. — Ders.: Über das Wandern des Extremitätenplexus und des Sacrum bei Triton taeneatus. Morph. Jb. 25 (1898) 544. — Albrecht, P.: Die Epiphysen und die Amphiohalie der Säugetierwirbelkörper. Zool. Anz. 2 (1879) 419. — Ders.: Über den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbeltiere gelegenen Wirbel. Zool. Anz. 3 (1880) 450 und 472. — Aschner, B. und G. Engelmann: Konstitutionspathologie in der Orthopädie. Springer, Berlin, 1928. — Bade, P.: Die Entwicklung des menschlichen Skeletts bis zur Geburt. Arch. mikr. Anat. 55 (1909) 245. — Bardeen, Ch. R.: Early development of the cervical vertebrae and the base of the occipital bone in man. Amer. J. Anat. 3 (1908) 181. — Ders.: Die Entwicklung des Skeletts und des Bindegewebes. Hdb. Keibel-Mall 1 (1910) 296. — Barge, J. A. J., Die Entwicklung der Cranio-Vertebralgrenze beim Schaf. Anat. Hefte 55 (1918) 415. — Bardeleben, K. von: Das Skelettsystem. Ergeb. 10 (1900) 3. — Baur, G.: Über Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenclatur. Anat. Anz. 9 (1894) 116. — Ders.: Über den Proatlas einer Schildkröte. Anat. Anz. 10 (1895) 348. — Beer, G. R. de: The development of the vertebral skull. Oxford 1937. — Bergmann, C.: Einige Beobachtungen und Reflexionen über die Skelettsysteme der Wirbeltiere, deren Begrenzung und Plan. Göttinger Studien 1845. — Bochmann, G.: Die Entwicklung der Säugetierwirbel der hinteren Körperreg. Morph. Jb. 79 (1937) 1. — Bolk, L.: Zur Frage der Assimilation des Atlas am Schädel. Anat. Anz. 28 (1906) 497. — Ders.: Über eine Wirbelsäule mit nur sechs Halswirbel. Morph. Jb. 29 (1902) 78. — Ders.: Die verschiedenen Formen d. Condylus tert. und ihre Entstehungsursache. Anat. Anz. 54 (1921) 335. — Ders.: Über unvollständig assimilierte letzte Occipitalwirbel beim Menschen. Anat.

Anz. 55 (1922) 156. — Bonnet, R.: Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Arch. Anat. Phys., Anat. Abt. (1889) 1. — Bosco, L.: Osservazioni statistiche sulle manifestazioni di vertebre occipitale. Giorn. Accad. med. Torino 85 (1922) 315. — Boxhammer, G.: Die angeborenen Synostosen an den Enden der beweglichen Wirbelsäule. Diss. Tübingen 1861. — Brandt, W.: Lehrbuch der Embryologie, Karger, Basel 1949. — Broman, I.: Normale und abnormale Entwicklung des Menschen. Bergmann, Wiesbaden 1911. — Burlet, H. M. de: Über einen rudimentären Wirbelkörper an der Spitze des Dens epistrophei bei einem Embryo von *Bradypus cuculli*. Morph. Jb. 45 (1913) 393. — Bystrow, A.: Assimilation des Atlas und Manifestation des Proatlas. Z. Anat. Entw. 95 (1931) 210. — Ders.: Über den Atlas und AnteproAtlas bei der Robbe. Z. Anat. Entw. 100 (1933) 362. — Ders.: Morphologische Untersuchungen über die Occipitalregion und die ersten Halswirbel der Säugetiere und des Menschen. Z. Anat. Entw. 102 (1934) 307. — Cave, A. J. E.: A fusion of the atlas and axis vertebrae. J. Anat. 64 (1929/30) 337. — Clara, M.: Die Entwicklungsgeschichte des Menschen. Quelle und Meyer, Leipzig 1940. — Cornet, A.: Note sur le prétendu proAtlas des mammifères et de *Hatteria punctata*. Acad. Roy. Belg. 15 (1888). — Corning, H. K.: Über die sog. Neugliederung der Wirbelsäule und über das Schicksal der Wirbelhöhle bei Reptilien. Morph. Jb. 17 (1891) 611. — Crouzon, O. et R. Liège: Constitution anatomique de la colonne vertébrale dans le syndrome de Klippel-Feil. Bull. Soc. med. Hôp. Paris 44 (1928) 917. — Dawes, B.: The development of the vertebral column in mammals. Phil. Trans. Roy. Soc. London 218 (1938) 210. — Dollo: Sur le proAtlas. Zool. Jb. 1889. — Dwight, Th.: Concomitant assimilation of the atlas and occiput with the manifestation of the occipital vertebra. Anat. Rec. 3 (1909) 321. — Ebner, von: Urgliederung und Neugliederung der Wirbelsäule. S.-B. kais. Akad. Wiss. III (1896) 47. — Edland, H.: To tilfeller av assimilasjon av atlas los huspattedryr. Skand. Vet. Tidssk. 36 (1946) 449. — Eskin, J. A.: Zur Frage über die morphologische Bedeutung des Atlas bei den Amphibien. Anat. Anz. 72 (1931) 209. — Feller, A. und H. Sternberg: Zur Kenntnis der Fehlbildungen der Wirbelsäule. Virchows Arch. 285 (1932) 112. — Fieandt, E.: Über das Wurzelgebiet des Nervus hypoglossus und den Plexus hypoglossus-cervicalis bei den Säugetieren. Morph. Jb. 48 (1914) 513. — Fischel, A.: Untersuchungen über die Wirbelsäule und den Brustkorb des Menschen. Anat. Hefte 31 (1906) 458. — Ders.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Springer, Wien und Berlin, 1929. — Franchi, M.: Frequenza delle principali variazioni ed anomalie dell'osso occipit. in 70 crani Senesi. Stud. Facol. med. Senese 14 (1946) 151. — Frey, H.: Über die Variationen im Rumpfskelett. Morph. Jb. 61 (1929) 548. — Frets, G. P.: Studien über die Variabilität der Wirbelsäule. Morph. Jb. 43 (1911) 449. — Froriep, A.: Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Arch. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. (1882) 279. — Ders.: Kopfteil der Chorda dorsalis bei menschlichen Embryonen. Beitr. Anat. Embryol. Festgabe Henle, Bonn, Cohen

und Sohn, (1882) 26. — Ders.: Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. Arch. Anat. Phys., Anat. Abt. (1883) 177. — Ders. und W. Beck: Über das Vorkommen dorsaler Hypoglossuswurzeln mit Ganglion in der Reihe der Säugetiere. Anat. Anz. **10** (1895) 688. — Funke, E.: Über einen Processus odontoideus atlantis hominis. Anat. Anz. **14** (1898) 385. — Fürbringer, M.: Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Gegenbaur-Festschrift 1897. — Gadow, H. F.: The evolution of the vertebral skull. Gaskell and Green, Cambridge 1933. — Gaupp, E.: Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbelthierschädel. Ergeb. **10** (1900) 847. — Ders.: Über allgemeine und spezielle Fragen aus der Lehre des Kopfskeletts der Wirbelthiere. Verh. anat. Ges. Erg. heft **29** (1906) 21. — Ders.: Über die Kopfgelenke der Säuger und des Menschen. Verh. anat. Ges. **22**. (1908) 181. — Geipel, P.: Zur Kenntnis der Spina bifida des Atlas. Fortschr. Röntg. **42** (1930) 260. — Ders.: Zur Kenntnis der Spaltbildung des Atlas und Epistropheus. Fortschr. Röntg. **46** (1932) 373 und 52 (1935) 533. — Gladstone, R. J. und C. P. G. Wakeley: Variations of the occipital-atlantal joint in relation to the metameric structure of the cranio-vertebral region. J. Anat. **59** (1924/25) 195. — Ders. und W. Erichsen-Powel, Manifestation of occipital vertebrae and fusion of the atlas with the occipital bone. J. Anat. **49** (1915) 190. — Glaesmer, E.: Die Atlanto-Occipital-Synostose. Anat. Anz. **36** (1910) 129. — Goette, A.: Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. Arch. mikr. Anat. **15** (1878) 442. — Green, H. L. H. H.: An unusual case of atlanto-occipital fusion. J. Anat. **65** (1930) 140. — Grimme, H.: Anomalien der Halswirbelsäule. Inaug.-Diss. Göttingen 1904. — Grosser, O.: Ovulationstermin und Altersbestimmung junger menschlicher Embryonen. Monatsschr. Geburtsh. Gyn. **77** (1927) 1. — Ders.: Über das wahre Alter menschlicher Embryonen. Anat. Anz. **73** (1932) 479. — Ders.: Embryonalentwicklung, Konzeptions- und Ovulationstermin. Zbl. Gynäk. **12** (1932) 706. — Guerri, V.: Processi basilari dell'occipitale. Anat. Anz. **19** (1901) 42. — Hagen, W.: Die Bildung des Knorpelskeletts beim menschlichen Embryo. Arch. Anat. Phys., Anat. Abt. (1900) 1. — Hasse, C.: Allgemeine Bemerkungen über die Entwicklung und die Stammesgeschichte der Wirbelsäule. Anat. Anz. **8** (1893) 288. — Hasselwander, A.: Das Bewegungssystem. Hdb. Anat. d. Kindes: von Peter, Wetzel, Heiderich. II, München 1938. — Hayek, H.: Über den Processus paramastoideus beim Menschen und bei den Säugetieren und den Ponticulus lateralis atlantis. Verh. anat. Ges., 35. Vers. (1926) 176. — Ders.: Untersuchungen über den Epistropheus, Atlas und Hinterhauptsbein. Morph. Jb. **58** (1927) 269. — Ders.: Über die Querfortsätze und Rippenrudimente in den Hals- und Lendensegmenten. Morph. Jb. **60** (1929) 396. — Heidecker, H.: Klippel-Feilsches Krankheitsbild. Beitr. klin. Chir. **144** (1928) 303. — Heidsieck, E.: Ein Fall von Atlasassimilation, Verschmelzung des 2. mit dem 3. Halswirbel und andere Anomalien des Kopfskeletts. Z. Anat. Entw. **76** (1925) 284. — Ders.: Neue Beiträge

zur Frage der Grenze zwischen Schädel und Wirbelsäule beim Menschen. *Anat. Anz.* **72** (1931) 113. — Hönscheid, R.: Zur Frage der Spaltbildung des Atlas. Inaug.-Diss. Bonn 1940. — Hunter, R. H.: An abnormal atlas. *J. Anat.* **58** (1923/24) 140. — Ihering, H. von: Das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig 1878. — Ingber, E.: Sopra la possibilità di diagnosticare radiologicamente unioni atlanto-occipitali di natura differente. *Radiol. med.* **15** (1928) 5. — Ingelmark, B. E.: Über das craniovertebrale Grenzgebiet beim Menschen. *Acta anat., Suppl.* **VI** (1947). — Inhelder, A.: Mitteilungen über Neurapophysen des ProAtlas in der Hinterhauptsschuppe des Menschen. *Anat. Anz.* **37** (1910) 541. — Jaekel, O.: Die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im allgemeinen. *Z. dtsh. geol. Ges.* **56** (1904) 109. — Ders.: Die ersten Halswirbel. *Anat. Anz.* **40** (1912) 609. — Junghanns, H.: Offene Fragen aus dem Gebiete der Wirbelsäulenentwicklung und der Wirbelsäulenfehlbildungen. *Z. Anat. Entw.* **106** (1937) 625. — Kallius, K.: Systematik und Klinik der Halswirbelsäulenmißbildungen. *Z. orthop. Chir.* **53** (25. Kongr.) (1931) 70. — Keith, A.: Human Embryologie and Morphologie. Arnold, London 1949. — Kempermann, C. Th.: Ein Beitrag zum Problem der Regionenbildung der Wirbelsäule. *Morph. Jb.* **60** (1929) 560. — Klippel, M. et A. Feil: Un cas d'absence des vertèbres cervicaux. *Nouv. Iconog. Salpetr.* **25** (1912). — Koblmüller, L.: Über einen Fall von Condylus tertius. *Anat. Anz.* **71** (1930) 347. — Koken, E.: Die Reptilien der norddeutschen unteren Kreide. *Z. dtsh. geol. Ges.* **35** (1883) 735. — Kollmann, J.: Varianten am Os occipitale. *Verh. Anat. Ges.*, 19. Vers. (1905), 231 und *Anat. Anz.* **30** (1907) 545. — Kölliker, A.: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Wirbelthiere. 2. Aufl., Leipzig 1879. — Kühne, K.: Die Vererbung der Variationen der menschlichen Wirbelsäule. *Z. Morphol. u. Anthrop.* **30** (1931) 1. — Ders.: Die Zwillingswirbelsäule. *Z. Morphol. u. Anthrop.* **35** (1936) 1. — Laeyendecker, J.: Basalplatte und Kopfschorda bei *Ovis Aries*. *Anat. Anz.* **61** (1926) 369. — Langerhans, R.: Über Atlas-Ankylose. *Virchows Arch.* **121** (1890) 373. — Leboucq, H.: Zur Frage der Herkunft überzähliger Wirbel. *Verh. anat. Ges.*, 8. Vers. (1894) 184. — Levi, G.: Beitrag zum Studium des knorpeligen Primordialcranium des Menschen. *Arch. mikr. Anat.* **55** (1900) 341. — Ludwig, K. S.: Die Frühentwicklung des Dens epistrophei und seiner Bänder beim Menschen. *Morph. Jb.* **93** (1953) 98. — Macalister, A.: Notes of the development and variations of the atlas. *J. Anat. Phys.* **27** (1893) 519. — Mathis, H.: Über neun Fälle von Craniorhachischisis. *Virchows Arch.* **257** (1925) 114. — Mau, C.: Das angeborene Fehlen des Halses. *Z. orth. Chir.* **43** (1924) 85. — Männer, H.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien. *Z. wiss. Zool.* **66** (1899) 43. — Minot, Ch. S.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Deutsche Ausgabe, Leipzig 1894. — Monteiro, H. et A. Tavares: Sur l'occipitalisation de l'atlas chez les Portugais. *Ann. Anat. Pathol.* **5** (1928) 704. — Muscatello, G.: Über die angeborenen Spalten des Schädels und der Wirbel-

säule. Arch. klin. Chir. **47** (1894) 120. — Müller, H.: Über das Vorkommen von Resten der Chorda dorsalis beim Menschen nach der Geburt. Z. ration. Med. **2** (1858) 202. — Nayek, U. V.: A case of abnormal atlas and axis vertebra. J. Anat. **65** (1930) 399. — Ohnesorge, K.: Zwei Fälle von Spaltbildungen im dorsalen bzw. ventralen Atlasbogen bei Lebenden. Z. Neurol. **148** (1938) 616. — Oetteking, B.: On the morphological significance of certain cranio-vertebral variations. Anat. Rec. **25** (1923) 339. — Partsch, A.: Beitrag zum Krankheitsbild der kongenitalen Halswirbelsynostosen. Arch. orth. Unfall-Chir. **24** (1926) 199. — Peters, H.: Varietäten der Wirbelsäule menschlicher Embryonen. Morph. Jb. **58** (1927) 440. — Piiper, J.: On the evolution of the vertebral column in birds. Phil. Trans. R. S. London **216** (1928) 285. — Ders.: Über die Entwicklung des Vogelwirbels. 10. Congr. intern. Zool. 1929. — Prader, A.: Die frühembryonale Entwicklung der menschlichen Zwischenwirbelscheibe. Acta anat. **3** (1947) 68. — Rathke: Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839. — Rathke, K.: Zur normalen und pathologischen Anatomie der Halswirbelsäule. Dtsch. Z. Chir. **242** (1934) 122. — Rau, R. K. und D. Sivassubrahmaniam: Anomalous Atlanto-Occiput. J. Anat. **67** (1932/33) 622. — Remane, A.: Die Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. Hdb. vergl. Anat. Wirbelt. von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch IV. Berlin (1936) 1. — Reiter, A.: Die Frühentwicklung der menschlichen Wirbelsäule. Z. Anat. Entw. **112** (1943) 185. — Ricard, A., Girard, P. F., Bonnet, J. K. et Replumaz, P.: Malformation congenital de la charnière occipito-vertebral. Lyon. Chir. **44** (1949) 679. — Rosenberg, E.: Untersuchungen über die Occipitalregion des Cranium und den proximalen Teil der Wirbelsäule einiger Selachier. Dorpat 1884. — Ders.: Bemerkungen über den Modus des Zustandekommens der Regionen an der Wirbelsäule des Menschen. Morph. Jb. **36** (1907) 609. — Sagemehl, M.: Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Fische. Morph. Jb. **9** (1884) 177. — Sauser, G.: Intercranielle Manifestation des letzten Occipitalwirbels. Z. Anat. Entw. **104** (1935) 159. — Ders.: Die Manifestation der Occipitalplatte. Z. Anat. Entw. **104** (1935) 163. — Schaffer, J.: Die Rückensaite der Säugetiere nach der Geburt. S.-B. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. **119** (1910) 1. — Schauinsland, H.: Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Hdb. von Hertwig, III/2, Jena (1906) 339. — Schiffner, C. Th.: Über die Architektur des Schädelgrundes in der Norm und bei Assimilation des Atlas. Virchows Arch. **74** (1878) 320. — Schinz, H. R. und G. Töndury: Die Frühossifikation der Wirbelsäule. Fortschr. Röntg. **66** (1942) 253. — Schultze, C. A. S.: Über die ersten Spuren des Knochen-systems und die Entwicklung der Wirbelsäule in den Tieren. Dtsch. Archiv Phys. **4** (1818) 329. — Schumacher, S. von: Ein Beitrag zur Frage der Manifestation des Occipitalwirbels. Anat. Anz. **31** (1907) 145. — Schwerz, F.: Über einige Variationen in der Umgebung des Foramen occip. magnum. Anat. Anz. **32** (1908) 156. — Sensenig, E. C.: The early development of the human vertebral column. Contrib. Embryol. **33** (1949) 21. — Sewertzoff, A.: Beitrag zur Entwicklung des Wirbel-

thierschädels. *Anat. Anz.* **13** (1897) 409. — Sick, C. Ch.: Über Synostosen des Atlantooccipitalgelenkes. *Virchows Arch.* **246** (1923) 448. — Siwon, P.: Eine seltene Anomalie der Halswirbelsäule. *Zbl. Chir.* **54** (1927) 3247. — Smith, E.: On a case of fusion of the atlas and axis. *Anat. Anz.* **31** (1907) 166. — Ders.: A further note on the case of fusion of the atlas and axis. *Anat. Anz.* **34** (1909) 357. — Sommer, W.: Zur Casuistik der Atlassynostosen. *Virchows Arch.* **94** (1883) 12. — Stenvers, H. W.: Röntgendiagnostik. *Hdb. Neurolog. von Bumke und Foerster*, 7., Berlin (1936) 139. — Swjetschnikow: Über die Assimilation des Atlas und die Manifest. des Occipitalwirbels beim Menschen. *Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.* (1906) 155. — Ders.: Über die Variationen des Occipitalwirbels. *Anat. Anz.* **32** (1908) 50. — Tischendorf, F.: Eine ungewöhnliche Form der Manifestation des Proatlans beim Neugeborenen. *Z. Morph. Anthr.* **43** (1952) 361. — Tourneux, F. et J. P.: Base cartilagineuse du crâne et segment basilaire de la chorde dorsale. *J. de L. Anat. et Phys.* **48** (1912) 20. — Tramontano-Guerriore, G.: Die Atlanto-Occipital-Union. *Anat. Anz.* **64** (1927/28) 137. — Veit, O.: Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie in ihren Wechselbeziehungen zueinander, erörtert an dem Problem des Wirbeltierkopfes. *Anat. Anz.* **58** (1924) 374. — Ders.: Über das Problem Wirbeltierkopf. Thomas-Verlag, Kempen 1947. — Ders.: Über die Regioneneinteilung der Wirbelsäule des Menschen. *Dtsch. med. Rundschau* **1** (1947) 1. — Ders.: Einiges über Bau und Genese des Menschenschädels. *Dtsch. med. Rundschau* **3** (1949). — Verhoef, A. W.: Muskelvariationen als Symptom von Occipitalwirbel-Manifestation. *Anat. Anz.* **46** (1914) 435. — Virchow, H.: Über die Alligatorwirbelsäule. *Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.* (1914) 103. — Ders.: Über die Atlas-Epistropheusverbindung des Orang. *Arch. Anat. Phys., Anat. Abt.* (1915) 207. — Ders.: Zur Morphologie des Epistropheus. *Verh. anat. Ges.*, 30. Vers. (1921) 135. — Ders.: Atlas und Epistropheus von Ornithorhynchus und Echidna. *Verh. anat. Ges.*, 36. Vers. (1927) 116. — Weber, M.: Die Säugetiere. I. Fischer, Jena 1927. — Weigner, K.: Über die Assimilation des Atlas und über die Variation am os occipit. beim Menschen. *Anat. Hefte* **45** (1912) 83. — Weiss, A.: Die Entwicklung der Wirbelsäule der weißen Ratte. *Z. wiss. Zool.* **69** (1901) 492. — Welcker, H.: Zur Lehre vom Bau und Entwicklung der Wirbelsäule. — *Zool. Anz.* **1** (1878) 291 und 311. — Wirth, J.: Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Atlas und Epistropheus. Diss. Leipzig 1884.

